Untersuchungen über Nematoden in den Drüsen des Kopfes der Ameisen (Formicidae)

Inauguraldissertation
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

Ahmed Wahab

aus Kairo

Heidelberg
Springer-Verlag 1962

Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 16. 5. 1962

Dekan:
Universitätsprofessor Dr. H. Volz

Berichterstatter:
Universitätsprofessor Dr. H.-J. Stammer
Universitätsprofessor Dr. W. Neuhaus

Sonderdruck aus:
„Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere", **52**, 33—92.

Z. Morph. Ökol. Tiere 52, 33—92 (1962)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg
(Direktor: Prof. Dr. H.-J. Stammer)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER NEMATODEN IN DEN DRÜSEN DES KOPFES DER AMEISEN (FORMICIDAE)*

Von

Ahmed Wahab

Mit 11 Textabbildungen

(Eingegangen am 16. Mai 1962)

Inhaltsübersicht

Seite

A. Einleitung 34
B. Literaturbesprechung 35
C. Material und Methode 35
D. Die Beziehungen zwischen Nematoden und Ameisen 36
I. Die Drüsen des Ameisenkopfes 36
II. Der Befall der Ameisenarten mit Nematodenlarven 38
1. Gattung *Lasius* 39
2. Gattung *Formica* 44
3. Gattung *Myrmica* 47
4. Gattung *Leptothorax* 48
5. Gattung *Tetramorium* 49
6. Gattung *Camponotus* 49
7. Vergleich der verschiedenen Ameisengruppen im Hinblick auf den Befall mit Nematoden 49
III. Die Verbreitung der in Ameisen lebenden Nematoden in Abhängigkeit von der Biologie und Ökologie der Ameisen 53
IV. Die Verteilung der verschiedenen Nematodenarten auf die Ameisen 56
V. Die Verbreitung von *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* als freilebende Stadien in den Ameisennestern und deren Umgebung 59
VI. Versuche zur künstlichen Infektion der Ameisen mit *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* 60
VII. Das Auswandern der Nematodenlarven aus den Ameisen 66
VIII. Die Wechselbeziehungen zwischen den Ameisen und den Larven der Nematoden in den Speicheldrüsen 67
IX. Biologisch-ökologische Kennzeichnung der Ameisennematoden . . 70
X. Biologie und Verhalten der Nematoden in den Kulturen 72
1. Entwicklung und Zucht 72
2. Das Auftreten von Residualmännchen 73
3. Die Aparität 74
E. Systematik der Nematoden 75
I. *Caenorhabditis dolichura* 75
II. *Diploscapter lycostoma* 79

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg.

Seite
III. *Pristionchus lheritieri* 82
IV. *Eudiplogaster histophorus* 84
Zusammenfassung 86
Summary 88
Literatur 90

A. Einleitung

Die Nematoden besiedeln mit einer sehr großen Artenzahl freilebender Formen nahezu alle nur erdenklichen Lebensräume. Dieser Fülle freilebender Arten steht ein nicht minder großes Heer reiner Parasiten in Wirbellosen und Wirbeltieren gegenüber. Kaum eine andere Tiergruppe erlaubt es, den Übergang vom freien Leben zum Parasitismus so lückenlos zu verfolgen wie diese Helminthengruppe. Zahlreiche freilebende Formen haben eine mehr oder weniger feste Bindung zu Vertretern verschiedener Tierklassen aufgenommen, wobei vor allem Insekten eine große Rolle spielen. Am bekanntesten sind die Beziehungen zwischen Nematoden und Insekten geworden, die als Phoresieverhalten bezeichnet werden. In diesen Fällen lassen sich die Larven bestimmter saprozoischer Nematoden (und zwar nahezu stets das Larvenstadium III) durch Insekten verschleppen, wozu sie sich an geschützten Stellen außen am Insektenkörper ansammeln. Eine Reihe dieser Larven dringt jedoch auch in das Innere des Trägertieres vor, sei es in den Enddarm oder in die Tracheen, ohne dort jedoch Nahrung aufzunehmen, so daß wir sie noch nicht als Parasiten bezeichnen dürfen (STAMMER 1934, 1955; RÜHM 1953; KÖRNER 1954; BOVIEN 1937). Auch zu anderen Tiergruppen unterhalten bestimmte Nematodenarten ähnlich geartete Beziehungen, wobei am bekanntesten das Vorkommen gewisser Rhabditiden-Larven in den Nephridien von Anneliden (VÖLK 1950) und in der Mantelhöhle von Gastropoden (MENGERT 1955) geworden ist. Selbst Säugetiere können von bestimmten Larvenformen freilebender Nematoden besiedelt werden; hat man doch in der Augenhöhle und unter der Haut von Muriden sehr häufig die Larven von *Pelodera strongyloides* gefunden (STAMMER 1956; OSCHE 1956). In all diesen Fällen nehmen die Larvenformen anscheinend keine Nahrung von ihren Trägertieren auf, sondern lassen sich von ihnen entweder nur verschleppen oder warten auf dessen Tod, um sich auf dem sich zersetzenden Kadaver als typische Saprobionten zu entwickeln und zu vermehren. Vorliegende Arbeit befaßt sich mit freilebenden Nematoden, deren Larven in inneren Organen von Ameisen leben. Sie fußt auf einer Studie von JANET 1893 und 1894, der bei seinen Untersuchungen der Anatomie des Ameisenkopfes bei bestimmten Arten auf Larven in den Pharynxdrüsen stieß, die er zu einer vermeintlich neuen Art gehörig hielt und die er *Rhabditis janeti* nannte (s. unten). Diese Art ist inzwischen von einer Reihe weiterer Autoren wieder erwähnt worden, die jedoch alle nur JANET zitieren (s. Literaturbesprechung).

Seit den Untersuchungen JANETs liegen keine Originalbearbeitungen mehr vor, so daß auch über die Verbreitung dieser eigenartigen Vergesellschaftung noch keine näheren Angaben gemacht werden konnten. Ziel der vorliegenden Arbeit war, in größerem Umfang alle erreichbaren Ameisenarten auf einen Befall mit Nematodenlarven zu untersuchen, die nur unvollständigen Angaben über Biologie, Verbreitung und Häufigkeit dieser Nematoden zu ergänzen und zu klären, ob möglicherweise noch weitere Arten von Nematoden in den Pharynxdrüsen oder in anderen Drüsen des Ameisenkopfes nachzuweisen sind.

Für die Überlassung des Themas, die stets freundliche Unterstützung und das der Arbeit entgegengebrachte große Interesse danke ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. H. J. STAMMER. Zu Dank verpflichtet bin ich ferner Herrn Dr. G. OSCHE, der mir bei der Einarbeitung behilflich war und mich bei allen auftretenden Problemen unterstützte. Mein Dank gilt auch Herrn Dr. D. MATTHES für die Herstellung einiger Photographien, Herrn Prof. Dr. W. NEUHAUS und Herrn Priv.-Doz. Dr. E. TRETZEL für manche wertvollen Ratschläge und Frau HELGRID KRAUS für die Ausführung einiger Zeichnungen.

B. Literaturbesprechung

Der einzige Autor, der selbst eine Nematodenart *(Rhabditis janeti)* in Ameisen gefunden hat und sie auch beschrieb, ist JANET. In einer ersten Arbeit (1893) hat er zunächst auf das Vorkommen der Larven dieser Art in den „Oesophagealdrüsen" von *Formica rufa* und *Lasius flavus* hingewiesen, welche Ameisen er in Kunstnestern im Labor hielt, was zu einem relativ hohen Befall führte. Die Ameisen stammten aus der Umgebung von Beauvais in Frankreich. JANET beschrieb die Art zunächst nur flüchtig, stellte jedoch bereits fest, daß sich nur in den „Oesophagealdrüsen" Larven finden ließen und diese nur außerhalb der Ameisen im Detritus der Kunstnester geschlechtsreif werden. In einer späteren Arbeit (1894) gab JANET noch einige ergänzende Hinweise zu dieser Art und ihrer Biologie, auf die im Text jeweils an den betreffenden Stellen Bezug genommen werden wird. 1909 schließlich gelang es JANET, Larven von *Rhabditis janeti* in einer weiteren Ameisenart, nämlich *Formica fusca*, zu finden. Eine ausführliche Beschreibung von *Rhabditis janeti* verdanken wir schließlich dem bedeutenden Nematologen DE MAN 1894. DE MAN hat die Art nicht selbst gefunden, sondern bezieht sich auf Material, das ihm JANET zugeschickt hat, und zwar sowohl Kulturen von *Rhabditis janeti* als auch infizierte Ameisen. Es gelang jedoch DE MAN nicht, die Larven aus den Ameisen zur Entwicklung zu bringen. Alle Angaben in der neueren Literatur, so bei BOVIEN 1937, FILIPJEV u. SCHUURMANS-STEKHOVEN 1941 und ESCHERICH 1906 bringen kein neues Material, sondern zitieren ausschließlich JANET und DE MAN. Außer von JANET ist also diese Art noch nicht wieder gefunden worden.

C. Material und Methode

Um einen Überblick über die Verbreitung von *Rhabditis janeti* zu gewinnen, war es nötig, möglichst viele Ameisenarten in großer Zahl und von verschiedenen Standorten zu untersuchen. Zu diesem Zweck habe ich alle Ameisenarten, derer ich habhaft werden konnte, gesammelt. Die meisten Fänge stammen aus der Umgebung von Erlangen, jedoch wurden auch von anderen Gegenden Deutschlands Stichproben untersucht.

Die einzelnen Ameisen wurden im Laboratorium unter dem Binokular zunächst von den gelegentlich außen ansitzenden Nematodenlarven, die zum Teil zufällig dort auftraten, befreit und dann die Köpfe für die weitere Untersuchung abgetrennt und vorsichtig geöffnet. Die verschiedenen Organe, vor allem die Drüsen des Kopfes (Anatomie des Ameisenkopfes s. u.), wurden nun auf das Vorhandensein von Nematodenlarven geprüft. Wurde eine Infektion festgestellt (nahezu ausschließlich in der Pharynxdrüse), so galt es, da es sich stets nur um Larven handelte, diese zur Entwicklung zu bringen, da sich nur geschlechtsreife Nematoden bestimmen lassen. Dann wurden die befallenen Drüsen geöffnet und die so frei gewordenen Larven in einem Tropfen Wasser auf einem Objektträger in die feuchte Kammer gegeben, so daß der Tropfen nach unten hing („Kultur im hängenden Tropfen"). Einem Teil dieser Kulturen wurden kleinste Stückchen Kartoffel als Nährsubstrat zugefügt, andere blieben ohne einen solchen Zusatz. In beiden Fällen werden die Larven nach einigen Tagen adult und erlauben somit eine genaue Bestimmung der Art. So wurde mit allen untersuchten Ameisen verfahren. Um für weitere Versuche ein größeres Material zur Verfügung zu haben, wurden mehrere „Großkulturen" angelegt. Hierzu wurde in kleinere Petrischalen als Nährsubstrat geriebene Kartoffel oder Fleischsaft gegeben. Letzterer wurde so gewonnen, daß ein Stück Fleisch in wenig Wasser gekocht und der so erhaltene Saft filtriert in die Glasschalen gegeben wurde. In solchen Kulturen kam es je nach der Nematodenart (s. u.) zum Teil zu einer starken Entwicklung der Tiere, die somit in riesiger Zahl jederzeit für Versuche zur Verfügung standen, zumal sie auf diese Weise über Monate und damit über viele Generationen hinweg am Leben erhalten werden konnten.

Um auch Ameisen für bestimmte Versuche (s. u.) stets zur Verfügung zu haben, wurden einige Arten in künstlichen Nestern im Labor gehalten, wobei ich mich an die bekannte Methode von KUTTER 1927 hielt. Vier solcher Kunstnester standen mir für meine Untersuchungen zur Verfügung. Die Ameisen wurden mit Bienenhonig, Zucker, Marmelade und toten Insekten gefüttert. Für Versuchszwecke wurden ihnen „Großkulturen" der betreffenden Nematodenarten ins Nest gegeben. Um die etwaige Auswanderung der Nematodenlarven aus infizierten Ameisen nachzuweisen, wurden letztere in künstlichen Erdnestern gehalten, deren Erde durch starke Hitzeeinwirkung nematodensteril gemacht worden war.

Die Bestimmung des gesammelten Materials (Ameisen) erfolgte nach den Bestimmungsbüchern von H. STITZ 1939 und K. GÖSSWALD 1954, die der Arten der *Formica rufa*-Gruppe nach R. LANGE 1958, die Bestimmung der Nematodenarten nach MEYL 1960 unter Heranziehung der Originalliteratur.

D. Die Beziehungen zwischen Nematoden und Ameisen

I. Die Drüsen des Ameisenkopfes

Da der Befall mit Nematodenlarven sich ausschließlich auf eine bestimmte Drüse der Ameisenköpfe beschränkte, sei im folgenden kurz ein Überblick über diese Drüsen und ihre Lage gegeben. Es liegen darüber aus jüngster Zeit Bearbeitungen von OTTO 1958 und BAUSENWEIN 1960 vor. Danach finden sich im Kopf der Ameisen (untersucht vor allem *Formica rufa*) vier Drüsensysteme bzw. deren Mündungen (Abb. 1). Wir können unterscheiden: die vorne im Kopf um den Schlund liegenden Maxillardrüsen, die lateralen Mandibulardrüsen, und die wesentlich größeren, aus mehreren Einzelschläuchen zusammengesetzten Pharynx-

drüsen, auch Postpharyngealdrüsen genannt, „da sie nicht in den Pharynx, sondern unmittelbar dahinter in das Darmrohr münden" (Otto 1958). Letztere nehmen einen großen Teil des Ameisenkopfes rund um

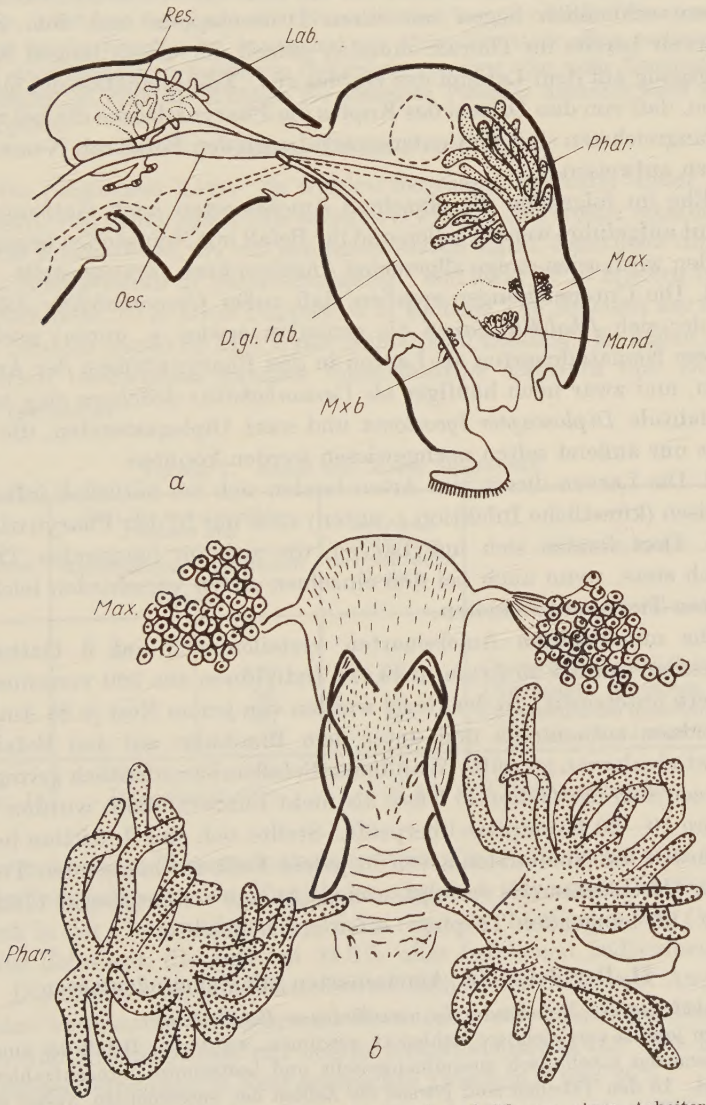

Abb. 1. a Halbseitenschema der Drüsen im Kopf und Thorax einer Arbeiterin von *Formica nigricans* Emery (= *F. pratensis* Retz). (Nach Bausenwein 1960.) b Das Schlundplättchen einer *Formica rufa* — Arbeiterin mit den Maxillardrüsen und den Pharynxdrüsen. (Nach Otto 1958). *Mand* = Mandibulardrüse; *Max* = Maxillardrüse; *Phar* = Pharynxdrüse; *Lab* = Labialdrüse; *Res* = Reservoir der Labialdrüse; *D.gl.Lab* = Ausführgang der Labialdrüse; *Mxb* = Maxillenbasisdrüse; *Oes* = Oesophagus

das Gehirn ein, und sie allein sind es auch, die von den Larven der Nematoden befallen werden. Histologisch bestehen die Wände dieser Pharynxdrüsen aus einem einschichtigen, polyedrischen Drüsenepithel, dessen Sekret in das Innenlumen entleert wird (Otto 1958). Die Labialdrüsen schließlich liegen mit ihren Drüsenlappen und dem Sekretreservoir bereits im Thorax, münden jedoch mit einem langen Ausführungsgang auf dem Labium des Kopfes aus. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß von den Drüsen des Kopfes die Pharynxdrüsen die bei weitem umfangreichsten sind und entsprechend auch den Befall mit Nematodenlarven aufweisen.

Ehe im folgenden die einzelnen Ameisenarten nach Gattungen getrennt aufgeführt werden sollen und ihr Befall mit Nematoden besprochen werden wird, seien einige allgemeine Angaben kurz vorausgestellt.

1. Die Untersuchungen ergaben, daß außer *Caenorhabditis dolichura* (zu der sich *Rhabditis janeti* als synonym erwies, s. unten) noch drei weitere Nematodenarten als Larven in den Pharynxdrüsen der Ameisen leben, und zwar noch häufiger als *Caenorhabditis dolichura* eine weitere Rhabditide *Diploscapter lycostoma* und zwei Diplogasteriden, die allerdings nur äußerst selten nachgewiesen werden konnten.

2. Die Larven dieser vier Arten fanden sich bei natürlich infizierten Ameisen (künstliche Infektion s. unten) stets nur in den Pharynxdrüsen.

3. Dort fanden sich nur Larven, die sich im hängenden Tropfen jedoch stets, wenn auch bei den einzelnen Arten verschieden leicht, zu adulten Tieren entwickelten.

Die untersuchten Ameisenarten verteilen sich auf 6 Gattungen. Insgesamt wurden 25 Arten in 14114 Individuen aus 550 verschiedenen Nestern untersucht. In der Regel wurden von jedem Nest je 25 Ameisenindividuen entnommen und unter dem Binokular auf den Befall mit Nematodenlarven geprüft. War dieser Befall außerordentlich gering oder erwiesen sich die ersten 25 Tiere als nicht infiziert, dann wurden meist weitere 10—20 Exemplare überprüft. Stellte sich eine Infektion heraus, so wurden die Nematodenlarven in jedem Falle im hängenden Tropfen bis zur Geschlechtsreife verfolgt, was die Anlage von insgesamt 1752 Kulturen „im hängenden Tropfen" erforderlich machte.

II. Der Befall der Ameisenarten mit Nematodenlarven

Erklärung der Berechnung der verschiedenen Befallsprozente

Um jeweils vergleichbare Zahlen zu gewinnen, wurde der Befall der einzelnen Ameisenarten tabellarisch zusammengestellt und bestimmte „Prozentzahlen" errechnet. In den Tabellen sind jeweils die Zahlen der untersuchten Nester so aufgeteilt, daß die Nester, deren Bevölkerung wenigstens zu einem gewissen Prozentsatz befallen war, von denen, die sich als nicht befallen erwiesen, abgesetzt sind. Trat bei einer Ameisenart mehr als eine Nematodenart auf, so wurden auch die infizierten Nester entsprechend aufgeteilt. Es wurden zwei verschiedene Prozentzahlen errechnet:

1. Ameisenbefallsprozent: Diese Zahl bezieht sich ausschließlich auf die befallenen Nester und gibt an, wieviel Prozent der untersuchten Ameisenindividuen aus solchen Nestern Larven von Nematoden im Kopf beherbergten.

2. Nematodenartenverhältnis: Diese Zahl gibt an, wieviel Prozent der befallenen Ameisenindividuen mit jeweils einer der vier verschiedenen Nematodenarten befallen war. 100%iger Befall mit einer Nematodenart besagt in diesem Zusammenhang, daß bei der betreffenden Ameisenart nur dieser Nematode allein vorkommt. Sind bei einer Ameisenart bestimmte Individuen von zwei oder mehr Nematodenarten befallen, so kann die Addition der einzelnen Prozente natürlich auch über 100% ergeben.

1. Gattung Lasius Fabr.

Lasius fuliginosus Latr. Es wurden insgesamt 30 Nester dieser Art untersucht, von denen sich 14 als befallen erwiesen. Die Nester stammten meist aus Kiefernwald, der auf sandigem Boden stand. Sämtliche untersuchten Nester waren in Bäumen angelegt, und zwar 17 in Kiefern bzw. deren Strünken, 10 in alten Pappeln, 3 in Eichen. Die Ameisen aus infizierten Nestern waren zu 21,4% mit Nematoden befallen. Es ließen sich zwei Arten nachweisen, nämlich *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma*.

Tabelle 1. *Befall von Lasius fuliginosus*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern		Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
	unbefallenen	befallenen		
16	400	—	—	
11	—	275	59	*Caenorhabditis dolichura*
1	—	25	5	*Diploscapter lycostoma*
2	—	65	14	*Caenorhabditis dolichura* + *Diploscapter lycostoma*
30	400	365	78	
befallen: 14	Gesamtzahl: 765		= 21,4%	2 Nematodenarten

Die gefundenen Nematodenlarven wurden in 76 Kulturen zum adulten Stadium gebracht. Im Kopf jeder einzelnen infizierten Ameise fanden sich in der Pharynxdrüse 1—10 Larven. Am häufigsten war *Caenorhabditis dolichura*, die sich bei 93,6% aller befallenen Individuen befand. *Diploscapter lycostoma* konnte bei 24,3% der befallenen Ameisen gefunden werden. 14 der insgesamt 78 untersuchten befallenen Ameisen wiesen eine Mischinfektion mit beiden Nematodenarten auf. Der Befall der Ameisenindividuen je Nest schwankte zwischen 8 und 36%.

Lasius flavus Fabr. Diese Art ist in der Umgebung von Erlangen außerordentlich häufig. Von den 54 untersuchten Nestern erwiesen sich 35 als infiziert. Die Nester standen zum Teil auf lehmigem und feuchtem, zum Teil aber auch auf trockenem Boden. Die Mehrzahl der Nester war

in der Erde, nur zwei in alten Baumstrünken angelegt. 36,9% der Ameisen aus befallenen Nestern erwiesen sich als infiziert.

Von den gefundenen Larven wurden 330 Kulturen angelegt, Die Art wird von 3 Nematodenarten befallen, nämlich *Caenorhabditis dolichura*, *Diploscapter lycostoma* und selten *Pristionchus lheritieri*. Je Kopf einer einzelnen infizierten Ameise fanden sich 1—20 Nematodenlarven. Am häufigsten war *Diploscapter lycostoma*, der 97,3% stellte. Demgegenüber fiel *Caenorhabditis dolichura*, die sich nur bei 5,1% der befallenen Ameisen fand, stark ab. In 10 von insgesamt 333 befallenen Ameisen fand sich

Tabelle 2. *Befall von Lasius flavus*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: unbefallenen	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: befallenen	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
10	250	—	—	
2	—	50	7	*Caenorhabditis dolichura*
29	—	741	314	*Diploscapter lycostoma*
1	—	30	2	*Pristionchus lheritieri*
3	—	80	10	*Caenorhabditis dolichura* + *Diploscapter lycostoma*
45	250	901	333	
befallen: 35	Gesamtzahl: 1151		= 36,9%	3 Nematodenarten

eine Mischinfektion mit *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma*. *Pristionchus lheritieri* wurde nur bei 2 Ameisen festgestellt und ist daher nur mit 0,6% am Befall beteiligt. In den befallenen Nestern erwiesen sich zwischen 8 und 96% (!) der Ameisen als infiziert.

Lasius mixtus NYL. Von insgesamt 26 untersuchten Nestern waren 16 infiziert Die Nester fanden sich in der Erde und unter Steinen vor allem auf Heidegebiet, in den Lichtungen von Kiefernwäldern auf sandigen oder lehmigen Stellen, zum Teil auch auf Wiesen. 46,5% der Ameisenindividuen aus befallenen Nestern beherbergten Nematoden in der Pharynxdrüse.

Tabelle 3. *Befall von Lasius mixtus*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: unbefallenen	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: befallenen	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
10	250	—	—	
16	—	400	186	*Diploscapter lycostoma*
26	250	400	186	
befallen: 16	Gesamtzahl: 650		= 46,5%	1 Nematodenart

Die isolierten Larven wurden in 185 Kulturen gehalten. Als einzige Nematodenart fand sich *Diploscapter lycostoma*. Das völlige Fehlen der sonst recht verbreiteten *Caenorhabditis dolichura* sei besonders hervorgehoben. Je infizierte Ameise ließen sich 1—6 Nematodenlarven nachweisen. In den befallenen Nestern waren 12—96% (!) der Ameisen mit *Diploscapter lycostoma* infiziert.

Lasius umbratus Nyl. Diese Art ist in der Umgebung Erlangens etwas seltener. 9 der insgesamt 15 untersuchten Nester wiesen einen Befall mit Nematoden auf. Die Nester fanden sich in der Erde und unter Steinen, bevorzugt in halbtrockenen Wäldern und auf Sandboden mit wenig Vegetation. 27% der Ameisen aus befallenen Nestern wiesen Nematoden auf. So fand sich nur *Diploscapter lycostoma*, auch hier konnte *Caenorhabditis dolichura* nicht nachgewiesen werden.

Tabelle 4. *Befall von Lasius umbratus*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern		Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
	unbefallenen	befallenen		
6	150	—	—	
9	—	230	62	*Diploscapter lycostoma*
15	150	230	62	
befallen: 9	Gesamtzahl: 380		= 27%	1 Nematodenart

Insgesamt wurden 62 Kulturen angelegt. Je Kopf der infizierten Ameisen fanden sich 1—3 Nematodenlarven. Der Befall je Nest schwankte zwischen 12 und 48%.

Lasius niger L. Diese Art ist in der Umgebung Erlangens außerordentlich häufig. Von 120 untersuchten Nestern erwiesen sich 63, also rund die Hälfte, als befallen. Die Art wird in der Literatur als hygrophil bezeichnet. Ich fand entsprechend die Mehrzahl der Nester im Wald auf feuchterem Boden. Die meisten derselben waren in der Erde angelegt, andere unter der Rinde von morschen Baumstrünken. 38,8% der Ameisen aus befallenen Nestern waren mit Nematodenlarven infiziert, wobei sich durchschnittlich 1—9 Larven je Kopf fanden, in selteneren Fällen jedoch auch 30—40 (!).

Die Larven wurden in 685 Kulturen zur Entwicklung gebracht. Es ließen sich 4 verschiedene Nematodenarten nachweisen und damit alle, die bei dieser Untersuchung bei sämtlichen studierten Ameisen gefunden werden konnten! Die 4 verschiedenen Nematoden sind, wie folgt, am Befall beteiligt: *Caenorhabditis dolichura* = 61,7%, *Diploscapter lycostoma* = 35,6%, *Pristionchus lheritieri* = 2,6% und *Eudiplogaster histophorus* = 0,8%. Sechs der insgesamt 685 befallenen Ameisen wiesen

Tabelle 5. *Befall von Lasius niger*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: unbefallenen	befallenen	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
57	1455	—	—	
24	—	770	423	*Caenorhabditis dolichura*
36	—	911	238	*Diploscapter lycostoma*
1	—	32	6	*Pristonchus lheritieri* + *Diploscapter lycostoma*
1	—	25	6	*Eudiplogaster histophorus*
1	—	25	12	*Pristionchus lheritieri*
120 befallen: 63	1455	1763 Gesamtzahl: 3218	658 = 38,8%	4 Nematodenarten

eine Mischinfektion mit *Diploscapter lycostoma* und *Pristionchus lheritieri* auf.

Lasius alienus FOERSTER. Von insgesamt 19 der untersuchten Nester waren 8 befallen. Diese Ameisenart zählt zu den thermophilen Formen, die trockeneren Boden bevorzugt. Alle Nester waren in der Erde angelegt. 17% der Ameisen aus den befallenen Nestern erwiesen sich als infiziert.

Tabelle 6. *Befall von Lasius alienus*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: unbefallenen	befallenen	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
11	275	—	—	
6	—	150	25	*Diploscapter lycostoma*
2	—	50	9	*Diploscapter lycostoma* + *Pristionchus lheritieri*
19 befallen: 8	275	200 Gesamtzahl: 475	34 = 17%	2 Nematodenarten

Die Aufzucht der gefundenen Nematodenlarven in 34 Kulturen erlaubte die Bestimmung zweier Arten. Davon fanden sich *Diploscapter lycostoma* bei allen infizierten Ameisen; 9 der 34 infizierten wiesen zusätzlich eine Infektion mit *Pristionchus lheritieri* auf, dessen Beteiligung demnach 26,5% betrug.

Je Kopf der infizierten Ameisen fanden sich 1—2 Nematodenlarven; in den befallenen Nestern waren 12—20% der Ameisen infiziert.

Lasius emarginatus LATR. Insgesamt wurden 31 Nester untersucht, von denen 15 befallen waren. Diese Ameisenart bewohnt warme und trockene Biotope, sie meidet feuchte Stellen weitgehend. Sie findet sich

Tabelle 7. *Befall von Lasius emarginatus*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: unbefallenen	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: befallenen	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
16	400	—	—	
7	—	175	71	*Caenorhabditis dolichura*
8	—	200	43	*Diploscapter lycostoma*
31	400	375	114	
befallen: 15	Gesamtzahl: 775		= 30,4%	2 Nematodenarten

daher bevorzugt in Sandgebieten und an den Waldrändern. Die Mehrzahl der Nester war unter flachen Steinen angelegt. 30,4% der Ameisen aus befallenen Nestern beherbergten zwischen 1 und 4 Nematodenlarven im Kopf.

Die Zucht dieser Larven in 113 Kulturen erbrachte den Nachweis von 2 Nematodenarten, wovon *Caenorhabditis dolichura* 62,1%, *Diploscapter lycostoma* 37,9% des Befalls ausmachte. Je befallenes Nest waren zwischen 8 und 56% der Ameisen infiziert. Eine Mischinfektion konnte nicht festgestellt werden.

Lasius brunneus Latr. Diese Art ist in der Umgebung von Erlangen nicht sehr häufig. Von 11 untersuchten Nestern waren 6 befallen. Die meisten Nester sind in relativ trockenem Sandboden angelegt. 51,3% der Ameisen aus befallenen Nestern beherbergten je 1—2 Nematodenlarven je Individuum im Kopf.

Tabelle 8. *Befall von Lasius brunneus*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: unbefallenen	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: befallenen	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
5	125	—	—	
1	—	25	3	*Caenorhabditis dolichura* + *Eudiplogaster histophorus*
1	—	25	24	*Eudiplogaster histophorus*
4	—	100	50	*Diploscapter lycostoma*
11	125	150	77	
befallen: 6	Gesamtzahl: 275		= 51,3%	3 Nematodenarten

Die Untersuchung der Larven in 77 Kulturen ließ die Bestimmung von 3 Nematodenarten zu, die sich, wie folgt, am Befall beteiligten: *Diploscapter lycostoma* = 64,9%, *Eudiplogaster histophorus* = 35% und *Caenorhabditis dolichura* = 3,9%. 3 von 77 untersuchten Ameisen wiesen eine Mischinfektion mit *Caenorhabditis dolichura* und *Eudiplogaster*

histophorus auf. In den befallenen Nestern waren zwischen 12 und 96% (!) der Ameisen mit Nematodenlarven infiziert.

2. Gattung Formica L.

Formica sanguinea LATR. Von den insgesamt 11 untersuchten Nestern fanden sich in 7 mit Nematodenlarven befallene Ameisen. Diese Ameisenart bevorzugt sandigen Kiefernwaldboden verschiedenen Feuchtigkeitsgrades. Die Nester waren in der Mehrzahl flache Kuppelnester aus Pflanzenmaterial.

34,4% der Ameisen aus befallenen Nestern waren mit Nematoden infiziert, deren Zucht in 61 Kulturen 2 Arten ergab. Diese teilten sich,

Tabelle 9. *Befall von Formica sanguinea*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: unbefallenen	befallenen	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
4	100	—	—	
3	—	80	33	*Caenorhabditis dolichura*
4	—	100	29	*Diploscapter lycostoma*
11	100	180	62	
befallen: 7	Gesamtzahl: 280		= 34,4%	2 Nematodenarten

wie folgt, in den Befall: *Caenorhabditis dolichura* = 53,2%. *Diploscapter lycostoma* = 46,8%. Es konnte nie eine Mischinfektion beobachtet werden, so daß als auffällig festzustellen bleibt, daß beide Arten nur jeweils in getrennten Nestern vorkommen. Je Kopf der infizierten Ameisen konnten 1—3 Larven gefunden werden. Der Befall der infizierten Ameisen je Nest schwankte zwischen 8 und 56%.

Formica rufa L. Von insgesamt 13 untersuchten Nestern waren 4 befallen. Diese Ameisenart bevorzugt Nadelwälder und Eichenstangenholz. Die Nester fanden sich in einem lichten Kiefernwald mit reichlich Nadel-

Tabelle 10. *Befall von Formica rufa*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: unbefallenen	befallenen	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
9	238	—	—	
4	–	100	29	*Caenorhabditis dolichura*
13	238	100	29	
befallen: 4	Gesamtzahl: 338		= 29%	1 Nematodenart

streu am Boden. 29% der Ameisen aus befallenen Nestern wiesen zwischen 1 und 4 Nematodenlarven in den Pharynxdrüsen auf.

29 Kulturen dieser Larven ergaben stets nur eine Art, nämlich *Caenorhabditis dolichura*. Der sonst häufige *Diploscapter lycostoma* fehlt völlig, was wohl am Biotop dieser Ameise liegt (s. u.). In den befallenen Nestern waren zwischen 12 und 48% der Ameisen mit *Caenorhabditis dolichura* infiziert.

Formica nigricans EMERY (syn. *F. pratensis* RETZ.). 9 von insgesamt 21 untersuchten Nestern waren befallen. *F. nigricans* bevorzugt warme und trockene Stellen und ist daher in sandigen Gebieten mit spärlicher Vegetation anzutreffen. Die Mehrzahl der Nester war im Sandboden angelegt.

Tabelle 11. *Befall von Formica nigricans (= F. pratensis)*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: unbefallenen	befallenen	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
12	300	—	—	
4	—	100	28	*Caenorhabditis dolichura*
5	—	131	24	*Diploscapter lycostoma*
21	300	231	52	
befallen: 9	Gesamtzahl: 531		= 22,5%	2 Nematodenarten

22,5% der Ameisen aus befallenen Nestern beherbergten Larven in den Pharynxdrüsen, deren Zucht in 52 Kulturen 2 Nematodenarten ergab. *Caenorhabditis dolichura* war mit 54%, *Diploscapter lycostoma* mit 46% am Befall beteiligt. Wiederum fand sich in den befallenen Nestern immer nur jeweils eine Art (s. Tabelle 11). Je Nest schwankte der Befall der Ameisen zwischen 4 und 36%.

Formica polyctena FOERSTER. Von den 11 untersuchten Nestern erwiesen sich 6 als befallen. Die Nester befanden sich am Rande eines Fichtenwaldes auf mäßig feuchtem Boden und stellten flache ausgedehnte

Tabelle 12. *Befall von Formica polyctena*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern: unbefallenen	befallenen	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
5	125	—	—	
6	—	150	34	*Diploscapter lycostoma*
11	125	150	34	
befallen: 6	Gesamtzahl: 275		= 22,6%	1 Nematodenart

Kuppelbauten aus Fichtennadeln dar. 22,6% der Ameisen aus befallenen Nestern beherbergten 1—13 Nematodenlarven je Kopf.

Die Untersuchung dieser Larven in 34 Kulturen erbrachte nur eine Art, nämlich *Diploscapter lycostoma*. *Caenorhabditis dolichura* fehlte völlig. Je befallenes Nest waren zwischen 12 und 40% der Ameisen infiziert.

Formica lugubris ZETTERSTEDT. Von dieser Art wurden nur 2 Nester an Waldrändern gefunden, die beide befallen waren. Es handelte sich um Kuppelbauten aus Koniferennadeln. Jedes Nest enthielt 12% befallene Ameisen, die jeweils nur 1 Larve im Kopf aufwiesen.

Tabelle 13. *Befall von Formica lugubris*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen	Befallene Individuen	Nematodenarten
2 befallene	50	6 = 12%	*Diploscapter lycostoma*

In Kultur genommen (6 Kulturen) entwickelten sich diese ausschließlich zu *Diploscapter lycostoma*.

Formica fusca L. Von 18 untersuchten Nestern war nur eines befallen(!). Diese Ameisenart lebt sowohl auf feuchtem als auch auf trockenem Boden. Die Nester werden meist in der Erde angelegt. Von den 25 untersuchten Ameisen aus dem einzigen befallenen Nest erwiesen sich 6 (24%) als infiziert mit *Caenorhabditis dolichura*, wobei 1—2 Nematodenlarven je Ameisenkopf festgestellt werden konnten.

Tabelle 14. *Befall von Formica fusca*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern		Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
	unbefallenen	befallenen		
17	425	—	—	
1	—	25	6	*Caenorhabditis dolichura*
18	425	25	6	
befallen: 1	Gesamtzahl: 450		= 24%	1 Nematodenart

Formica fusca ist die Ameise, bei der JANET (1893—1909) zuerst seine *Rhabditis janeti* (die mit *Caenorhabditis dolichura* synonym ist, s. unten) gefunden hat. Nach meinen Untersuchungen in der Erlanger Umgebung ist gerade *F. fusca* in diesem Gebiet nur schwach befallen.

Formica cinerea MAYR. Von dieser Art wurden nur 3 Nester in sehr trockenem sandigem Boden gefunden. Alle untersuchten Ameisen aus diesen Nestern erwiesen sich als nicht infiziert (s. Tabelle 15).

Formica rufibarbis Fabr. var. *fusco-rufibarbis* For. Sämtliche Ameisen aus den nur 6 untersuchten Erdnestern waren nicht mit Nematoden infiziert.

Tabelle 15. *Nematodenbefall bei anderen Formica-Arten*

Ameisenart	Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus unbefallenen Nestern	Zahl der untersuchten Ameisen aus befallenen Nestern	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
Formica cinerea . .	5	80	—	—	—
Formica rufibarbis var. *fusco-rufibarbis*	6	150	—	—	—
	9	230	—	—	—

3. Gattung *Myrmica* Latr.

Von den untersuchten *Myrmica*-Arten, von denen zum Teil ein recht zahlreiches Material zur Untersuchung gelangte, war nur bei einer *(Myrmica rugulosa)* ein seltener Befall mit *Diploscapter lycostoma* festzustellen, der nach Lage der Dinge als „Ausnahme" gewertet werden kann. Alle übrigen Arten erwiesen sich als nicht infiziert, was um so auffallender ist, als es im Experiment unschwer gelingt, auch *Myrmica*-Arten künstlich massiv mit den häufigen Nematodenarten *Diploscapter lycostoma* und *Caenorhabditis dolichura* zu infizieren. Die Tatsache, daß in der Natur praktisch kein Befall festgestellt werden konnte, dürfte an der Ernährungsweise und den Biotopansprüchen der *Myrmica*-Arten (s. unten) liegen. Im folgenden wird die eine infizierte Art zunächst abgehandelt, während die nicht infizierten summarisch aufgeführt werden.

Myrmica rugulosa Nyl. Von den 5 untersuchten, auf Weideflächen mit magerem Graswuchs meist in der Erde angelegten Nestern erwies sich nur eines, das als Holznest in einem Baum angelegt war (!), als infiziert.

Tabelle 16. *Befall von Myrmica rugulosa*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus unbefallenen Nestern	Zahl der untersuchten Ameisen aus befallenen Nestern	Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
4	100	—	—	
1	—	25	6	*Diploscapter lycostoma*
5 befallen: 1	100 Gesamtzahl: 125	25	6 = 24 %	1 Nematodenart

6 von den 25 untersuchten Ameisen dieses Nestes wiesen 1—2 Nematodenlarven im Kopf auf, deren Kultur *Diploscapter lycostoma* ergab.

Die folgenden Arten erwiesen sich als nicht infiziert:

Myrmica ruginodis NYL. Untersucht 1061 Ameisen aus 41 Nestern (!), die vor allem auf trockenen sandigen Böden standen, zum Teil in Baumstrünken oder in der Erde. Kein Nematodenbefall.

Tabelle 17. *Nematodenbefall bei anderen Myrmica-Arten*

Ameisenart	Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus		Befallene Indiyiduen aus befallenen Nestern	Nematoden-arten
		unbefallenen Nestern	befallenen Nestern		
Myrmica ruginodis	41	1061	—	—	—
Myrmica laevinodis	44	1130	—	—	—
Myrmica scabrinodis	18	450	—	—	—
Myrmica schencki .	1	25	—	—	—
	104	2666	—	—	

Myrmica laevinodis NYL. 1130 Ameisen aus 44 (!) Nestern erwiesen sich als frei von Nematodenlarven (s. Tabelle 17). Diese Ameise gilt als hygrophil, d. h. sie bevorzugt Waldgebiete mit üppiger Bodenvegetation. Die Nester finden sich meist unter Steinen und in feuchtem Boden als Erdnester, einige wenige waren auch in Baumstrünken angelegt.

Myrmica scabrinodis NYL. Alle 450 untersuchten Ameisen aus 18 Nestern waren frei von Nematodenlarven (s. Tabelle 17). Die Nester standen zum Teil auf trockenem Waldboden, zum Teil jedoch auch auf feuchtem Untergrund. Sie waren als Erdnester oft unter Steinen meist im Walde angelegt.

Myrmica schencki EMERY. Von dieser Art wurde nur ein Nest gefunden, dessen Insassen keinerlei Nematodenlarven aufwiesen (siehe Tabelle 17).

4. Gattung Leptothorax MAYR.

Von dieser Gattung konnten nur 2 Arten selten gefunden werden, die sich beide als nicht infiziert erwiesen. Wegen des geringen Materials lassen sich daraus zunächst keine Schlußfolgerungen ziehen. Es handelt sich um folgende Arten:

Leptothorax acervorum acervorum L. 50 untersuchte Ameisen aus 2 Nestern zeigten keinen Befall (s. Tabelle 19). Beide Nester waren unter der Rinde von Kiefern, die auf trockenem Sandboden standen, angelegt.

Leptothorax tuberum FABR. 50 untersuchte Ameisen aus 2 Nestern waren frei von Nematodenlarven (s. Tabelle 19). Beide Nester befanden sich im Wald.

5. *Gattung Tetramorium* Mayr.

Tetramorium caespitum L. Von dieser im Erlanger Gebiet äußerst häufigen Ameise konnten 1378 Exemplare aus 54 Nestern (!) untersucht werden. Nur zwei Nester erwiesen sich als befallen mit *Caenorhabditis dolichura*, deren Larven bei 6 der 50 untersuchten Ameisen aus den befallenen Nestern auftraten.

Tabelle 18. *Befall von Tetramorium caespitum*

Zahl der Nester	Zahl der untersuchten Ameisen aus Nestern		Befallene Individuen aus befallenen Nestern	Nematodenarten
	unbefallenen	befallenen		
52	1328	—	—	
2	—	50	6	*Caenorhabditis dolichura*
54	1328	50	6	
befallen: 2	Gesamtzahl: 1378		= 12%	1 Nematodenart

Auch bei dieser Art tritt also ein Nematodenbefall im Untersuchungsgebiet nur außerordentlich selten auf. Sie bevorzugt trockenen Boden, meidet jedoch feuchtere Gebiete nicht völlig. Die Nester werden in der Erde angelegt, meist unter Rasenstücken, zum Teil auch unter Steinen. Die beiden befallenen Nester waren in feuchtem Lehm angelegt.

6. *Gattung Camponotus* Mayr.

Von dieser Gattung wurde nur eine Art, *Camponotus herculeanus* L., untersucht. Sie ist im Erlanger Gebiet äußerst selten. Beide Exemplare, die zur Untersuchung gelangten, waren nicht mit Nematodenlarven befallen, jedoch läßt ein so geringes Material keinerlei Schlußfolgerungen zu.

7. *Vergleich der verschiedenen Ameisengruppen im Hinblick auf den Befall mit Nematoden*

Tabelle 19 stellt die Untersuchungsergebnisse der insgesamt 25 untersuchten Ameisenarten noch einmal übersichtlich zusammen. In Abb. 2 sind die Befallsprozente der Nester und die der Ameisen aus befallenen Nestern graphisch dargestellt. Da die Anzahl der untersuchten Nester bei den verschiedenen Ameisenarten sehr unterschiedlich ist, sind die Befallsprozente der Nester nicht in jedem Falle unmittelbar vergleichbar.

Ein erster Überblick über die Verbreitung der Nematoden auf die verschiedenen Ameisengattungen zeigt, daß nur bei zweien der insgesamt 5 untersuchten Genera (das Genus *Camponotus* kann des geringen Materials wegen nicht gerechnet werden) mit einem häufigen Befall zu

rechnen ist. Innerhalb der Gattung *Lasius* konnte bei allen 8 untersuchten Arten ein zum Teil sogar recht hoher Befall mit Nematoden festgestellt werden. Bezeichnenderweise sind es auch die Vertreter der Gattung *Lasius*, bei denen jeweils die Befallsprozente, sowohl was die Anzahl der befallenen Nester als auch die der befallenen Ameisen aus

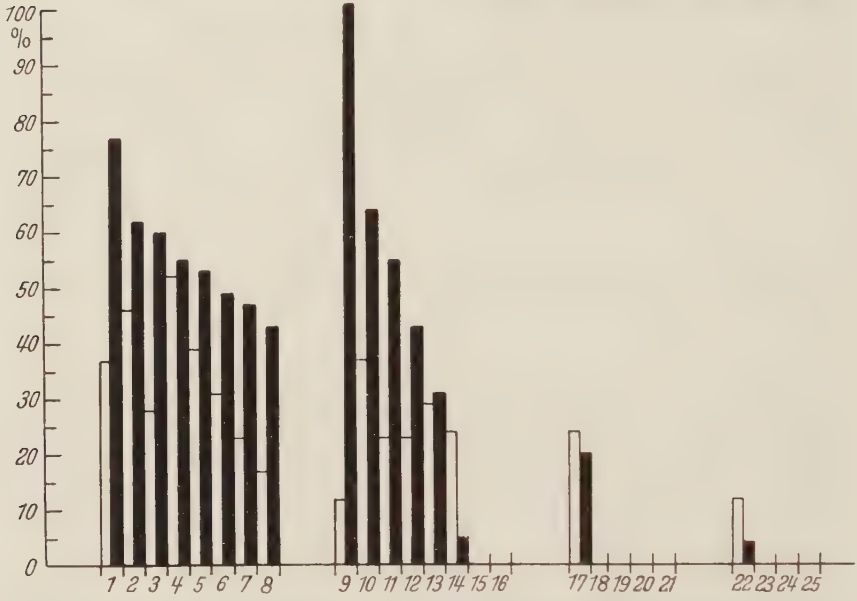

Abb. 2. Prozentsatz der befallenen Ameisen und der befallenen Nester verschiedener Ameisenarten. ■ Anzahl der befallenen Ameisen (je befallene Nester) in Prozent. □ Anzahl der befallenen Nester in Prozent. Camponotinae: *1 Lasius flavus; 2 L. mixtus; 3 L. umbratus; 4 L brunneus; 5 L. niger; 6 L. emarginatus; 7 L. fuliginosus, 8 L. alienus; 9 Formica lugubris; 10 F. sanguinea; 11 F. polyctena; 12 F. nigricans; 13 F. rufa; 14 F. fusca; 15 F. cinerea; 16 F. rufibarbis* var. *fusco-rufibarbis; 25 Camponotus herculeanus.* Myrmicinae: *17 Myrmica rugulosa; 18 M. ruginodis; 19 M. laevinodis; 20 M. scabrinodis; 21 M. schencki; 22 Tetramorium caespitum; 23 Leptothorax acervorum acervorum; 24 L. tuberum*

solchen Nestern betrifft, recht hoch liegen. So waren durchschnittlich etwas über 50% aller untersuchten *Lasius*-Nester befallen. Alle vier bei dieser Untersuchung in Ameisennestern festgestellten Nematodenarten konnten auch bei Vertretern der Gattung *Lasius* nachgewiesen werden, die beiden Diplogasteriden *Eudiplogaster histophorus* und *Pristionchus lheritieri* sogar nur bei *Lasius*-Arten. Auch Mischinfektionen, d. h. Fälle, wo in ein und demselben Ameisenindividuum mehr als eine Nematodenart nachweisbar war, sind auf Vertreter der Gattung *Lasius* beschränkt. Diese Tatbestände zeigen, daß die *Lasius*-Arten, aus welchen Gründen auch immer (s. u.), für den Befall mit Nematodenlarven besonders günstige Verhältnisse bieten.

Eine schon etwas weniger günstige Situation scheinen die Arten der Gattung *Formica* zu bieten. Von den 8 untersuchten Arten erwiesen sich immerhin 6 als mit Nematodenlarven infiziert. Von den 2 nicht infizierten Arten *(Formica cinerea* und *Formica rufibarbis)* konnten nur 3 bzw. 6 Nester untersucht werden, so daß nicht ausgeschlossen werden kann, daß auch bei diesen Arten ein Befall in der Natur auftritt. Die beiden an sich schon seltenen Diplogasteriden konnten bei *Formica* allerdings nicht nachgewiesen werden. Auch waren hier durchschnittlich weit weniger Nester befallen als bei den *Lasius*-Arten. Die Befallsprozente der Ameisenindividuen aus befallenen Nestern liegen bei den Vertretern der Gattung *Formica* ähnlich hoch wie bei den *Lasius*-Arten.

Ein gänzlich anderes Bild ergibt sich, wenn wir die Vertreter der übrigen 3 untersuchten Ameisengattungen betrachten. Wenngleich bei manchen Arten aus diesen Gattungen, so bei *Leptothorax acervorum acervorum* und *L. tuberum* wie auch bei den *Myrmica*-Arten *M. schencki* und *M. rugulosa*, die Zahl der untersuchten Nester zu gering ist, um schlüssige Aussagen zu gestatten, liegt von anderen Arten der Gattung *Myrmica* ein so zahlreiches Material vor (*M. laevinodis* 44 Nester, *M. ruginodis* 41 Nester), daß ein Vergleich mit den Vertretern der Gattungen *Lasius* und *Formica* durchaus gerechtfertigt ist. *Tetramorium caespitum* schließlich lieferte mit 54 Nestern das nach *Lasius niger* (120 Nester) umfangreichste Material. Die Aussage, daß sowohl bei den *Myrmica*-Arten als auch bei *Tetramorium caespitum* entweder ein Nematodenbefall völlig fehlt oder ganz außerordentlich selten und nur auf wenige Nester beschränkt ist, ist daher real und nicht durch Unterschiede in der Häufigkeit des zur Untersuchung gelangten Materials begründet. Bei der Gattung *Myrmica* wies lediglich *M. rugulosa* einen schwachen Befall mit nur einer Nematodenart *(Diploscapter lycostoma)* auf. *Tetramorium caespitum* schließlich zeigte in nur 2 von 54 Nestern einen Befall mit *Caenorhabditis dolichura*. Da von *Camponotus herculeanus* nur 2 Individuen untersucht werden konnten, scheidet diese Art für einen Vergleich völlig aus. Beziehen wir das Ergebnis dieses Vergleiches auf die systematischen Gruppen der Ameisen, so ergibt sich, daß die untersuchten Vertreter der Unterfamilie Camponotinae mit den Gattungen *Lasius* und *Formica* reich mit Nematoden infiziert sind. Die ebenfalls zu den Camponotinae zählende *Camponotus herculeanus* läßt demnach ebenfalls einen Befall mit Nematoden erwarten, wogegen die nur 2 untersuchten Individuen, die sich als nicht infiziert erwiesen, keineswegs sprechen. Im Gegensatz dazu kann von den Vertretern der Unterfamilie Myrmicinae mit den Gattungen *Myrmica*, *Tetramorium* und *Leptothorax* gesagt werden, daß sie in der Natur praktisch keinen Befall mit Nematodenlarven aufweisen. Das seltene Auftreten von Nematodenlarven bei *Myrmica rugulosa* und *Tetramorium caespitum*

Tabelle 19.

	Ameisenart	Nester			Ameisen-	
		Zahl der Nester	davon befallen	Befallsprozent	Gesamtzahl der untersuchten Ameisen	Zahl der untersuchten Ameisen aus den befallenen Nestern
1	*L. fulginosus* .	30	14	46,6	765	365
2	*L. flavus* . . .	45	35	77,7	1151	901
3	*L. mixtus* . .	26	16	61,5	650	400
4	*L. umbratus* .	15	9	60	380	230
5	*L. niger* . . .	120	63	52,5	3218	1763
6	*L. alienus* . .	19	8	42,1	475	200
7	*L. emarginatus*	31	15	48,4	775	375
8	*L. brunneus*. .	11	6	54,5	275	150
9	*F. sanguinea* .	11	7	63,6	280	180
10	*F. rufa* . . .	13	4	30,8	338	100
11	*F. nigricans* .	21	9	42,9	531	231
12	*F. polyctena* .	11	6	54,5	275	150
13	*F. lugubris* .	2	2	100	50	50
14	*F. fusca* . . .	18	1	5,5	450	25
15	*F. cinerea* . .	3	—	—	80	—
16	*F. rufibarbis* .	6	—	—	150	—
17	*C. herculeanus*	1	—	—	2	—
18	*M. rugulosa* .	5	1	20	125	25
19	*M. ruginodis* .	41	—	—	1061	—
20	*M. laevinodis*	44	—	—	1130	—
21	*M. scabrinodis*	18	—	—	450	—
22	*M. schencki* .	1	—	—	25	—
23	*Lth. acer. acer.*	2	—	—	50	—
24	*Lth. tuberum* .	2	—	—	50	—
25	*T. caespitum* .	54	2	3,7	1378	50
Gesamtzahl der Funde		550	198		14114	5195

Erläuterung zu Tabelle 19:
[1] = *Caenorhabditis dolichura* + *Diploscapter lycostoma*; [2] = *Pristionchus lheri-*
lycostoma; [5] = *Caenorhabditis doli-*

kann unter diesen Umständen durchaus als Ausnahme gewertet werden. Wenngleich von den beiden untersuchten *Leptothorax*-Arten nur ein geringes, stets nematodenfreies Material vorlag, erlaubt dieser Vergleich den Schluß, daß auch die *Leptothorax*-Arten gemäß ihrer Zugehörigkeit zu den Myrmicinen frei von Nematodenlarven bleiben. Zusammenfassend läßt sich somit sagen, daß die Camponotinae bevorzugte Träger von Nematodenlarven sind, während die Myrmicinae als solche weitestgehend ausscheiden. Da es im Experiment unschwer gelingt, auch Myrmicinae künstlich zu infizieren, seitens der Nematoden also keine Wirtsspezifität vorliegt, ist zu erwarten, daß der gefundene Unterschied in der Natur in unterschiedlichen biologischen und ökologischen An-

Befallsliste

Individuen				Nematodenarten		
Zahl der befallenen Ameisen	Prozent der befallenen Ameisen	durchschnittlicher Befall je Nest		*Caenorhabditis dolichura*	*Diploscapter lycostoma*	andere Nematodenarten
		Minimum	Maximum			
78	21,4	8	36	59 + (14)	5 + (14)	(14)[1]
333	36,9	8	96	7 + (10)	314 + (10)	(10)[1] + 2[2]
186	46,5	12	96	—	186	—
62	27	12	48	—	62	—
685	38,8	12	64	423	238 + (6)	12[2] + 6[3] + (6)[4]
34	17	12	20	—	25 + (9)	(9)[4]
114	30,4	8	56	71	43	—
77	51,3	12	96	(3)	50	24[3] + (3)[5]
62	34,4	8	56	33	29	—
29	29	12	48	29	-	—
52	22,5	4	36	28	24	—
34	22,6	12	40	—	34	—
6	12	12	12	—	6	—
6	24	24	24	6	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
6	24	24	24	—	6	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—			-	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
-	-	—	—	—	-	-
—	—	—	—	—	—	-
6	12	12	12	6	-	—
1770				662 + (27)	1022 + (39)	86

tieri; [3] = *Eudiplogaster histophorus;* [4] = *Pristionchus lheritieri* + *Diploscapter chura* + *Eudiplogaster histophorus.*

sprüchen der Vertreter der beiden Ameisenfamilien begründet liegt, ein Gesichtspunkt, der im folgenden Kapitel kurz diskutiert werden soll.

III. Die Verbreitung der in Ameisen lebenden Nematoden in Abhängigkeit von der Biologie und Ökologie der Ameisen

Die in den Köpfen der Ameisen gefundenen Nematodenlarven, gleich welcher Art, werden in den Drüsen in keinem Falle adult, sondern machen dort nur einen Teil ihrer Larvalentwicklung durch. Erst wenn die Larven den Kopf der Ameise verlassen, sei es nach deren Tod oder durch aktives Auswandern aus der lebenden Ameise (s. u.), können sie sich im Freien zu geschlechtsreifen Tieren entwickeln und zur Fortpflanzung schreiten. Alle freilebenden Nematodenarten schlechthin

benötigen zu ihrer Entwicklung ein Substrat, das eine gewisse Feuchtigkeit bietet. Absolute Trockenheit vermögen Nematoden nur als „Dauerform" auf bestimmten Larvenstadien (meist Stadium III) zu ertragen. Aus dem Vorkommen der gefundenen Nematodenlarven ausschließlich in den Pharynxdrüsen, die in den Vorderdarm münden, ist zu schließen, daß die Larven mit der Nahrung der Ameisen aufgenommen werden und dann aktiv in die Pharynxdrüse wandern, was durch Versuche auch nachgewiesen werden konnte (s. u.). Die Entwicklung der Nematoden im Freien erfordert stets wenigstens in Spuren vorhandenes saprobes Substrat, da diese Formen Bakterienfresser sind. Diese biologisch-ökologische Situation läßt erwarten, daß die Verbreitung der Nematoden bei den Ameisen von mindestens 2 Faktoren abhängig ist. Zum einen werden solche Ameisen, die extrem trockene und sandige Biotope bevorzugen oder gar ausschließlich bewohnen, weit weniger Gelegenheit haben, mit den freilebenden Stadien von Nematoden in Berührung zu kommen, da dieser Biotop den Nematoden keine oder doch sehr ungünstige Lebensmöglichkeit bietet. Zum anderen wird auch die Zusammensetzung der Nahrung und die Art des Nahrungserwerbs der Ameisen nicht ohne Einfluß auf den Nematodenbefall bleiben.

Inwieweit auch die Verbreitung der Nematoden innerhalb eines Nestes von der Häufigkeit des Nahrungsaustausches zwischen den einzelnen Ameisenindividuen eines Staates (Fütterung) abhängig ist, läßt sich noch nicht abschätzen. Es besteht jedoch durchaus die Möglichkeit, daß bei der Futterübergabe von einer Ameise zur anderen auch Nematodenlarven direkt von Ameise zu Ameise übertragen werden und auf diese Weise die Verbreitung der Nematoden innerhalb einer Kolonie sehr rasch vonstatten geht.

Hier ist allerdings zu bemerken, daß alle zur Kontrolle untersuchten Ameisenlarven, auch in stark infizierten Nestern, keinerlei Nematodenbefall zeigten!

Im Juli wurden auch Nester von *Lasius fuliginosus*, *L. flavus*, *L. niger* und *L. alienus* mit Geschlechtstieren untersucht. Der Befall der Geschlechtstiere war genau der gleiche wie bei den Arbeiterinnen. Vor allem die beiden zuerst genannten Faktoren lassen rein theoretisch folgenden Schluß zu: Mit der größten Verbreitung von Nematoden ist bei solchen Ameisenarten zu rechnen, die in nicht zu trockenen Substraten nisten, vor allem, wenn das Nistmaterial aus organischer Substanz besteht. Solche Nester bieten den freilebenden Stadien der betreffenden Nematoden noch die günstigsten Lebensbedingungen. Des weiteren wird die Infektionsmöglichkeit bei solchen Ameisenarten größer sein, die einen relativ variablen Speisezettel aufweisen und auch saprophag sind. Räuber, die andere Tiere aus der Nestumgebung erbeuten, können ebenfalls leichter mit Nematodenlarven in Berührung kommen

als reine Pflanzenfresser, vor allem, wenn deren pflanzliche Nahrung aus trockenem Material besteht. Nahrungsspezialisten, die vor allem Zuckersäfte von pflanzensaugenden Insekten (Aphiden und andere) zu sich nehmen (Trophobiose), haben dagegen wenig Aussicht, Nematodenlarven aufzunehmen. Überträgt man diese Überlegungen auf die gefundenen Unterschiede im Befall bei den Camponotinae (reich mit Nematoden befallen) im Vergleich zu den Myrmicinae (von wenigen Ausnahmen abgesehen frei von Nematodenlarven), so ergibt sich nach den über Ernährung und Biotop der Ameisen vorliegenden Angaben in der Literatur eine gewisse Übereinstimmung. So sind bei den Camponotinae die meisten Vertreter der Gattung *Lasius* praktisch Allesfresser, die (beim Nahrungserwerb) mit den verschiedensten Substraten in Berührung kommen.

Unter den Vertretern der Gattung *Formica* befinden sich neben omnivoren Arten (wie z. B. *Formica rufa*) auch eine Reihe von Räubern. Manche Arten gehen auch an Aas und nagen z. B. Wirbeltiere bis auf das Skelett ab. Eine derartige Saprophagie ist natürlich dem Befall mit Nematoden, deren freilebende Stadien ja saprobiont leben, außerordentlich günstig. Diese hier nur summarisch umrissenen Nahrungsansprüche der Vertreter der Camponotinae lassen also deren reichen Befall mit Nematoden als nicht überraschend erscheinen. Auch die Biotopansprüche im Hinblick auf den Faktor Feuchtigkeit sind bei den Camponotinae für einen Nematodenbefall relativ günstig, da die Mehrzahl der Arten der Gattung *Formica* im Wald und an Waldrändern lebt, wo der Standort der Nester stets eine gewisse Feuchtigkeit aufweist. Auch die *Lasius*-Arten bevorzugen feuchteren Untergrund, wenngleich sie auch außerhalb des Waldes vielfach im Kulturland angetroffen werden.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Vertretern der Unterfamilie Myrmicinae. Wenngleich auch hier eine Reihe von *Myrmica*-Arten räuberisch lebt, so ist Saprophagie doch außerordentlich selten. Die beiden *Leptothorax*-Arten und auch *Tetramorium caespitum* dagegen sind vorzugsweise Pflanzenfresser (vor allem Grassamen) und nehmen zusätzlich Nektar auf, beides Nahrungsquellen, die den Erwerb von Nematoden wenn nicht ausschließen, so doch wesentlich erschweren. Die Art der Nahrung und ihres Erwerbs bei den Myrmicinen macht also das nahezu völlige Fehlen von Nematoden bei Ameisen dieser Unterfamilie verständlich. Darüber hinaus bevorzugen die Myrmicinae trockene sandige Standorte, die den freilebenden Stadien der Nematoden keine oder nur ungünstige Bedingungen bieten.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Verbreitung der genannten Nematoden in Ameisen weitgehend von deren Nahrung und Biotopansprüchen abhängig ist.

IV. Die Verteilung der verschiedenen Nematodenarten auf die Ameisen

Von den 4 bei dieser Untersuchung in den Drüsen von Ameisen gefundenen Nematodenarten sind nur *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* so häufig und verbreitet, daß sich Überlegungen über die Ursachen der Verbreitung dieser Arten anstellen lassen. Die beiden Diplogasteriden *Pristionchus lheritieri* und *Eudiplogaster histophorus* sind zu selten aufgetreten, als daß sich aus ihrem Vorkommen irgendwelche Schlüsse ziehen ließen. Es ist bezeichnend, daß sich die beiden zuletzt genannten Arten nur bei Vertretern der an sich stärkst befallenen Gattung *Lasius* finden ließen, die als saprophage Formen natürlich am ehesten in Kontakt mit saprobionten Nematoden kommen. Inwieweit diese beiden Diplogasteriden überhaupt als an Ameisen gebundene Formen betrachtet werden können, läßt sich noch nicht entscheiden, da sie außerordentlich selten auftraten. So fand sich *Pristionchus lheritieri* nur in 1 von 45 untersuchten Nestern von *Lasius flavus* und in 2 von 120 Nestern von *Lasius niger*. Auch *Eudiplogaster histophorus* konnte ich nur in 1 von 120 *Lasius niger*- und in 1 von 11 *Lasius brunneus*-Nestern finden. Da vor allem *Pristionchus lheritieri* ein weit verbreiteter Saprobiont ist, der schon vielfach ohne jede Beziehung zu Ameisen gefunden wurde (s. u.), würde man den Nachweis dieser Art ebenso wie den von *Eudiplogaster histophorus* bei Ameisen als Zufallsbefund buchen, wenn nicht beide Diplogasteriden mehrmals (*Pristionchus lheritieri* 3mal und *Eudiplogaster histophorus* 2mal) gefunden worden wären. Da ein Zufallsbefund auch andere der so zahlreichen saprobionten Erdnematoden hätte erwarten lassen, solche aber nie in Ameisenköpfen gefunden wurden, ist vielleicht der Schluß berechtigt, daß sich bei *Eudiplogaster histophorus* und *Pristionchus lheritieri* eine engere Beziehung zu Ameisen anzubahnen beginnt. Die beiden Rhabditiden *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* dagegen sind so zahlreich und so regelmäßig bei den Camponotinae verbreitet, daß man sie mit vollem Recht als an Ameisen gebundene myrmecophile Arten bezeichnen kann (s. Tabelle 20).

Dagegen spricht auch nicht, daß sie wiederholt von verschiedenen Autoren als reine Saprobionten bzw. Erdnematoden ohne Kontakt mit Ameisen gefunden wurden. Für beide Arten ist der, wenn auch häufige, Aufenthalt in den Köpfen von Ameisen während der Larvalzeit offensichtlich nur fakultativ. Auch ich konnte sowohl *Caenorhabditis dolichura* als auch *Diploscapter lycostoma*, allerdings in der Nähe von Ameisennestern, frei in der Erde finden (s. u.). In den Kulturen ließen sich beide Arten ebenfalls über Monate, und damit über viele Generationen, züchten, ohne je Kontakt mit Ameisen aufnehmen zu können. Dennoch zeigt die vorliegende Untersuchung, daß Ameisen außerordentlich häufig

von den Larven infiziert werden, und daß diese Bindung somit, wenngleich fakultativ, so doch außerordentlich eng ist.

Obwohl *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* sich bei den meisten der untersuchten Camponotinae finden und obwohl in wenigen Fällen sogar beide Arten in ein und demselben Ameisennest (s. u.) vorkommen und zum Teil sogar Larven beider Arten sich in den Pharynxdrüsen desselben Ameisenindividuums vereint fanden, zeigt ein Vergleich der Befallsprozente, daß doch gewisse Unterschiede zwischen

Tabelle 20. *Die prozentuale Zusammensetzung der verschiedenen Nematodenarten der befallenen Ameisen-Individuen*

Ameisenart	*Caenorhabditis dolichura*	*Diploscapter lycostoma*	*Pristionchus lheritieri*	*Eudiplogaster histophorus*
Lasius fuliginosus	93,6	24,3	—	—
Lasius flavus	5,1	97,3	0,6	—
Lasius mixtus	—	100	—	—
Lasius umbratus	—	100	—	—
Lasius niger	61,7	35,6	2,6	0,88
Lasius alienus	—	100	26,5	—
Lasius emarginatus	62,1	37,9	—	—
Lasius brunneus	3,9	64,9	—	35
Formica sanguinea	53,2	46,8	—	—
Formica rufa	100	—	—	—
Formica nigricans	54	46	—	—
Formica polyctena	—	100	—	—
Formica lugubris	—	100	—	—
Formica fusca	100	—	—	—
Formica cinerea	—	—	—	—
Formica rufibarbis var. *fusco-rufibarbis*	—	—	—	—
Camponotus herculeanus	—	—	—	—
Myrmica rugulosa	—	100	—	—
Myrmica ruginodis	—	—	—	—
Myrmica laevinodis	—	—	—	—
Myrmica scabrinodis	—	—	—	—
Myrmica schencki	—	—	—	—
Leptothorax acervorum acervorum	—	—	—	—
Leptothorax tuberum	—	—	—	—
Tetramorium caespitum	100	—	—	—
25 Ameisenarten (davon befallen: 16)	4 Nematodenarten			

diesen beiden Arten in dieser Hinsicht bestehen. So fand ich bei den Arten *Lasius mixtus*, *L. umbratus*, *L. alienus* und *L. brunneus* ebenso wie bei *Formica polyctena* und *F. lugubris* nur *Diploscapter lycostoma* und niemals *Caenorhabditis dolichura*. Mag dieses Ergebnis bei einigen dieser Ameisenarten auch dadurch bedingt sein, daß nur wenige befallene Nester gefunden wurden (so bei *Formica lugubris* z.B. nur 2),

so gilt dieser Einwand wohl nicht für die 16 bzw. 9 untersuchten Nester von *Lasius mixtus* und *L. umbratus*. Bei anderen Ameisenarten war *Diploscapter lycostoma* weit verbreiteter als *Caenorhabditis dolichura*, wenngleich letztere nicht völlig fehlte. So enthielten von 31 befallenen Nestern von *Lasius flavus* nur 2 *Caenorhabditis dolichura*, die restlichen 29 dagegen allein *Diploscapter lycostoma*. In den bisher genannten Fällen dominiert demnach *Diploscapter lycostoma*. Ein Dominieren von *Caenorhabditis dolichura* ließ sich weniger deutlich nachweisen. So fand ich bei *Formica rufa* und *F. fusca* zwar nur diese Art und niemals *Diploscapter lycostoma*, doch ist die Zahl der zur Untersuchung gelangten infizierten Nester (4 bzw. 1) zu gering, um hier bindende Aussagen zuzulassen.

Auffallend dagegen bleibt, daß von 12 infizierten Nestern von *Lasius fuliginosus* 11 ausschließlich mit *Caenorhabditis dolichura* und nur eines mit *Diploscapter lycostoma* befallen war. Diesen Fällen mit Dominanz einer der beiden Nematodenarten stehen die anderen gegenüber, bei denen *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* etwa gleich häufig gefunden wurden, so bei *Lasius niger*, *L. emarginatus*, *Formica sanguinea* und *F. nigricans*. Wenngleich bei diesen Arten die beiden Rhabditiden annähernd gleich häufig auftraten, fand ich sie auffallenderweise niemals zusammen in einem Nest. Dieser Tatbestand wird besonders bei jenen Ameisenarten auffällig, von denen mir ein größeres Material infizierter Nester zur Verfügung stand. So waren von 60 infizierten Nestern von *Lasius niger* 24 ausschließlich von *Caenorhabditis dolichura*, die restlichen 36 ausschließlich von *Diploscapter lycostoma* befallen. Bei *Lasius emarginatus* fanden sich in den 15 befallenen Nestern 7mal nur *Caenorhabditis dolichura* und 8mal nur *Diploscapter lycostoma*. Diesen Fällen mit Dominanz einer Nematodenart oder mit etwa gleicher Verbreitung der beiden Arten, aber stets in getrennten Nestern, stehen nur ganz wenige Fälle gegenüber, bei denen in ein und demselben Ameisennest sowohl *Caenorhabditis dolichura* als auch *Diploscapter lycostoma* vorkommt. So waren von den insgesamt als befallen erkannten 198 Nestern der 16 infizierten Ameisenarten nur 5 Nester zu finden, die eine „Mischinfektion" mit *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* aufwiesen. Bei *Lasius fuliginosus* fand ich eine solche Mischinfektion bei 2 von 14 befallenen Nestern, bei *Lasius flavus* bei 3 von 35 befallenen Nestern.

Die geschilderte Verteilung zeigt, daß sich die beiden Rhabditiden offensichtlich in ihrem Vorkommen in gewissem Umfang gegenseitig ausschließen. Während man in den Fällen mit Dominanz einer der beiden Rhabditiden bei einer bestimmten Ameisenart an Wirtsspezifität denken könnte, wird eine solche jedoch sowohl durch die Infektionsversuche, bei denen es gelang, die in freier Natur praktisch nie befallenen Myrmi-

einen unschwer sogar massiv zu infizieren, als auch durch die Tatsache, daß ein und dieselbe Ameisenart, wenn auch in getrennten Nestern, beide Nematodenarten beherbergen kann, ausgeschlossen. Gegen eine solche Wirtsspezifität spricht auch, daß gerade bei den beiden Ameisenarten (*Lasius fuliginosus* und *L. flavus*), bei denen jeweils *Caenorhabditis dolichura* bzw *Diploscapter lycostoma* dominant auftritt, in einigen wenigen Nestern beide zusammen als „Mischinfektion" vorkamen (s. o.). Wenn dennoch beide Rhabditiden in der so deutlich überwiegenden Anzahl der Fälle sich in ihrem Vorkommen gegenseitig ausschließen, so müssen dafür offensichtlich ökologische Gründe verantwortlich gemacht werden. Es ist daher zu vermuten, daß die freilebende, terrestrische bzw. saprobionte „Phase" dieser Nematoden unterschiedliche Ansprüche an den Lebensraum stellt. Als solche ökologischen Faktoren kommen in erster Linie Feuchtigkeit und Saprobiengrad des Nestmaterials und des Bodens in der Umgebung der Nester in Frage. Um dieser Frage und ganz allgemein der Verbreitung der freilebenden Stadien der beiden Rhabditiden nachzugehen, wurden Erdproben aus dem Bereich der Ameisennester bzw. aus deren unmittelbarer Umgebung auf Nematoden untersucht.

V. Die Verbreitung von *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* als freilebende Stadien in den Ameisennestern und deren Umgebung

Um ein Bild über die Verbreitung der freilebenden Stadien der genannten Rhabditiden zu gewinnen, wurden 70 Bodenproben aus verschiedenen Ameisennestern und deren unmittelbarer Umgebung gesammelt und im Laboratorium untersucht. Da es ausschließlich auf qualitative Ergebnisse ankam, wurden die in den Proben zum Teil nur spärlicher vorhandenen Nematoden und deren Larven durch Kultur vermehrt. Es wurde den betreffenden Erdproben jeweils saprobes Substrat (meist geriebene Kartoffel) zugesetzt, was nach wenigen Tagen zu einer Massenentwicklung der in den Bodenproben enthaltenen Nematodenarten führte. Neben einer Reihe nicht näher untersuchter, im Boden verbreiteter Nematodenarten, vor allem der Gattungen *Rhabditis* und *Diplogaster*, wurde in all den Fällen, wo diese Bodenproben aus der Umgebung sich als infiziert erweisender Ameisennester genommen wurden, auch *Diploscapter lycostoma* bzw. *Caenorhabditis dolichura* gefunden. Solche Bodenuntersuchungen ergaben, daß *Caenorhabditis dolichura* besonders häufig im Waldboden auftritt, während *Diploscapter lycostoma* vor allem im Kulturland häufig ist. Dieser Befund deutet vielleicht auf eine verschiedene Widerstandsfähigkeit dieser beiden Arten gegenüber Trockenheit hin und könnte ein Grund für die verschiedene Verteilung bei den untersuchten Ameisenarten

sein (s. o.). Somit wäre der jeweilige Befall der Ameisennester mit der einen oder anderen Nematodenart vom Standort dieser Nester und damit von den dort herrschenden ökologischen Bedingungen abhängig. Solche Ameisenarten, die ihre Nester nur in einem bestimmten Biotop anlegen, könnten dann bevorzugt von jeweils nur einer Art befallen werden, während andere, die in dieser Beziehung weniger wählerisch sind, beide Arten, wenn auch in getrennten Standorten der Nester, aufweisen könnten.

Für die Entwicklung freilebender Nematoden ist allgemein eine gewisse Feuchtigkeit und Temperatur nötig. Im Winter, bei Temperaturen um den und unter dem Gefrierpunkt, stellen diese Arten die Entwicklung ein und werden auch unter Umständen stark dezimiert. Dies bleibt nicht ohne Einfluß auf die Höhe des Befalls der Ameisen. Obwohl sicherlich ein Teil der Larven von *Caenorhabditis dolichura* bzw. *Diploscapter lycostoma* in den Pharynxdrüsen der Ameisen überwintert, hängt die Stärke des Befalls der Ameisen im Sommer doch weitgehend von der Verbreitung der beiden Rhabditiden frei im Nest oder in der Umgebung desselben ab. So erwiesen sich die Ameisen eines am 1. März 1961 untersuchten Kuppelnestes von *Formica rufa* als nicht infiziert, und auch aus der Umgebung des Nestes entnommene Erde ließ Nematoden der genannten Arten vermissen. Am 15. August 1961 ergab eine Untersuchung desselben Nestes, daß 25% der Ameisen mit *Caenorhabditis dolichura* befallen waren, die nun auch in den Erdproben häufig auftrat. Die im Sommer günstigeren Bedingungen für die Entwicklung der Nematoden hatten demnach zu einem starken Anstieg der Individuendichte in der Erde geführt, was eine starke Infektion der Ameisen dieses Nestes zur Folge hatte.

Abschließend läßt sich aus diesen Tatbeständen schließen, daß der Befall der verschiedenen Ameisenarten mit einer der beiden Rhabditiden wohl nicht nur von den biologischen Eigenarten der Ameisen (s. o.) sondern auch von den Bedingungen im Nest und in dessen unmittelbarer Umgebung und somit vom Lebensraum der freilebenden Stadien der beiden Nematoden abhängig ist, die offensichtlich verschiedene Ansprüche stellen.

VI. Versuche zur künstlichen Infektion der Ameisen mit *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma*

In den vorangegangenen Kapiteln ist bereits mehrfach darauf hingewiesen worden, daß die Ameisen ihre Nematodenlarven wohl über die Nahrung erwerben. Eine solche Infektionsweise wurde bereits durch die Verbreitung dieser Rhabditiden bei den verschiedenen Ameisen in Abhängigkeit von deren Ernährungsweise nahegelegt. Um Einzelheiten darüber zu erfahren, wurden Versuche im Laboratorium angestellt. Zu

diesem Zweck wurden Ameisen aus nicht infizierten Nestern, die in Kontrollversuchen sich immer wieder als frei von Nematodenlarven erwiesen, in Kunstnester mit sterilisierter Erde (s. Methodik) gebracht. Für die Versuche wurde von jeder der untersuchten Ameisengattungen meist je eine Art benutzt und zwar *Lasius fuliginosus*, *L. niger*, *Formica rufa*, *Myrmica laevinodis* und *Tetramorium caespitum*. Jede Art wurde in je 2 Kunstnestern gehalten. Ein Nest diente zur Kontrolle. Aus ihm wurden in bestimmten Abständen über mehrere Wochen hinweg immer wieder Ameisen entnommen, die sich stets, wie zu erwarten ,als nicht infiziert erwiesen. Dem anderen Nest wurde dagegen jeweils ein Stück Kartoffel zugefügt, das mit zahlreichen Nematodenlarven entweder von *Diploscapter lycostoma* oder von *Caenorhabditis dolichura* beschickt wurde. Auf diesen Kartoffelstücken entwickelte sich rasch eine individuenreiche Population der betreffenden Nematoden, die auch in das umgebende Erdreich ausstrahlte. Die Ameisen derartig beschickter Nester wurden nun in jeweils bestimmten Zeitabständen untersucht. In einer ersten Versuchsreihe wurden die ersten Ameisen nach 25 Tagen untersucht und erwiesen sich dann alle als stark infiziert. Die Infektion war dabei vielfach so massiv, daß über 100 Larven in den Pharynxdrüsen einer einzigen Ameise gefunden wurden, worauf später noch zurückzukommen sein wird. In einer zweiten Versuchsserie wurden bereits vom 2. Tag an nach der Zugabe der Nematoden in das Nest jeweils täglich 5 Ameisen untersucht und zwar über 20 Tage hinweg. Es zeigte sich, daß bereits am 2. Tag vereinzelt Nematodenlarven (bei diesen Versuchen handelte es sich um *Caenorhabditis dolichura*) in den Pharynxdrüsen der Ameisen nachzuweisen waren. Von Tag zu Tag nahm die Anzahl dieser Nematodenlarven zu und erreichte nach etwa 20 Tagen ein Maximum (s. Abb. 3). Dieses lag bei *Tetramorium caespitum* bei 110 Larven je Kopf einer Ameise. In *Lasius fuliginosus* konnten 180 und bei *Formica rufa* gar 240 Larven von *Caenorhabditis dolichura* je Ameisenkopf gefunden werden (s. Abb. 4). Der Verlauf dieses Anstiegs des Befalls ist aus der Abb. 3 zu entnehmen. Die vollständige Füllung der Pharynxdrüsen mit den Larven zeigt die Abb. 4 sehr deutlich.

Besonderes Interesse dürfen Infektionsversuche bei den Myrmicinae beanspruchen, da Vertreter dieser Unterfamilie nie oder doch nur ganz ausnahmsweise in freier Natur mit Ameisen infiziert sind. Versuche mit *Myrmica laevinodis* und *Tetramorium caespitum* ergaben jedoch, daß auch diese beiden Arten ebenso leicht wie die oben angeführten Camponotinae mit Larven sowohl von *Caenorhabditis dolichura* als auch mit solchen von *Diploscapter lycostoma* infiziert werden können. Dieses Ergebnis beweist, daß, wie schon oben diskutiert, diese beiden Rhabditiden im Hinblick auf ihren „Ameisenwirt" keinerlei Spezifität aufweisen

und daß das Fehlen einer solchen Infektion in freier Natur durch die ökologischen Ansprüche der Myrmicinen bedingt ist. Auch bei diesen beiden Myrmicinen kam es im Versuch zu einer außerordentlich massiven Infektion, konnten doch bei *Myrmica laevinodis* bis zu 75 und bei dem so kleinen *Tetramorium caespitum* gar bis zu 110 Larven von *Caenorhabditis dolichura* im Kopf eines Individuums gezählt werden. Derartig

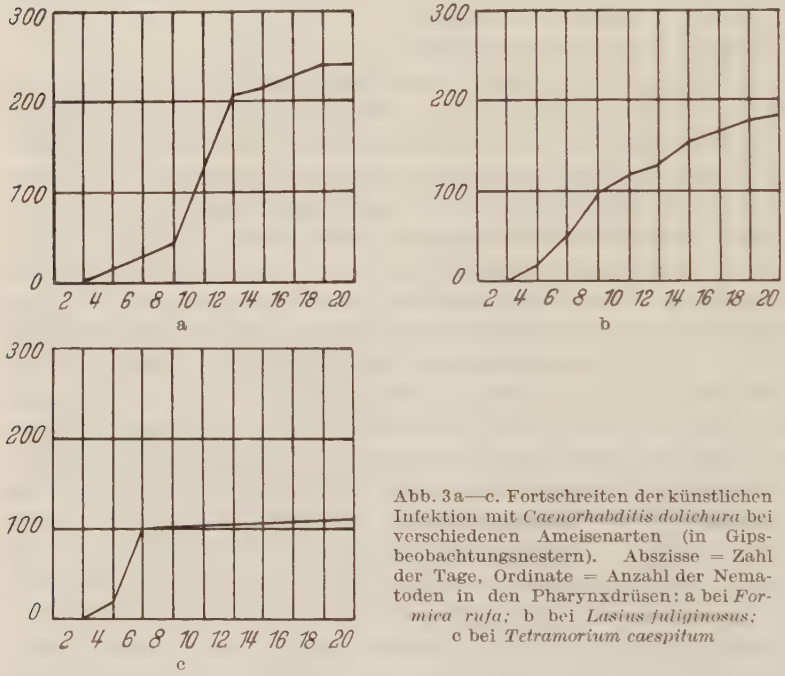

Abb. 3a—c. Fortschreiten der künstlichen Infektion mit *Caenorhabditis dolichura* bei verschiedenen Ameisenarten (in Gipsbeobachtungsnestern). Abszisse = Zahl der Tage, Ordinate = Anzahl der Nematoden in den Pharynxdrüsen: a bei *Formica rufa;* b bei *Lasius fuliginosus;* c bei *Tetramorium caespitum*

hohe Zahlen konnten in freier Natur bei keiner untersuchten Ameise festgestellt werden, was zeigt, daß die Verhältnisse im Versuchsnest der Infektion außerordentlich günstig waren. Das mag daran liegen, daß saprobe Substrate solcher Menge, wie ich sie in den Kunstnestern bot, in der Erde und im Ameisennest selten sind und damit derartig große Populationen von Nematoden sich dort wohl kaum entwickeln können. Auch JANET hat bei seinen Untersuchungen einen sehr massiven Befall der Ameisen mit Nematodenlarven festgestellt, jedoch hat auch er mit Tieren aus Kunstnestern gearbeitet, in denen wohl ähnliche Bedingungen wie in meinen Nestern herrschten. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß alle für diese Versuche benutzten Ameisenarten (s. o.) sowohl mit *Caenorhabditis dolichura* als auch mit *Diploscapter lycostoma* infiziert werden konnten. Von den beiden Diplogasteriden hatte ich zu wenig Material, um sie für diese Versuche benutzen zu können. Die Versuche

ergaben des weiteren, daß die Infektion über die Mundöffnung der Ameisen bei der Nahrungsaufnahme erfolgt. Viele der untersuchten

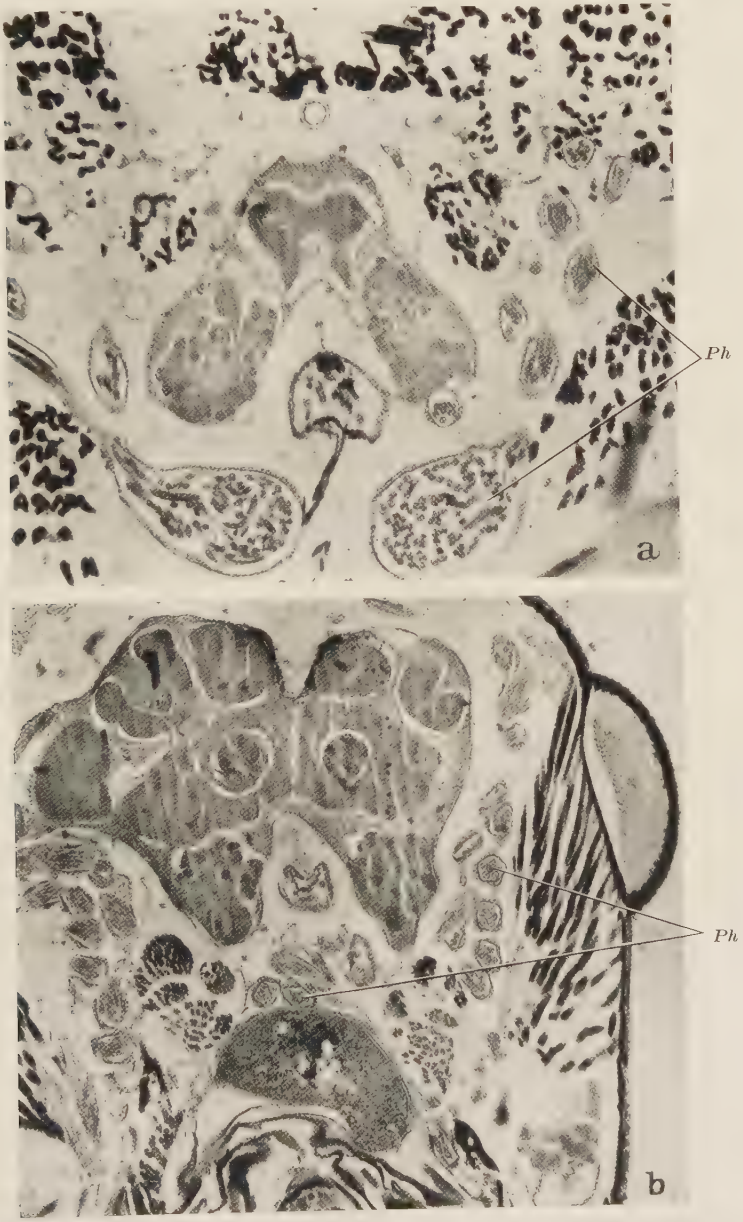

Abb. 4a u. b. Querschnitt durch den Kopf einer *Formica rufa* (♀), bei der die Schläuche der Pharynxdrüsen mit einer großen Anzahl Larven von *Caenorhabditis dolichura* infiziert sind. a Schnitt vor den Augen; b Schnitt in der Augenregion. *Ph* Pharynxdrüsen

Ameisen aus künstlich infizierten Nestern wiesen zahlreiche Nematodenlarven zwischen den Mundwerkzeugen und im Pharynx auf. Larven, die mit der Nahrung aufgenommen worden waren. Nur einem Teil dieser so zahlreich aufgenommenen Larven gelang es, in die Pharynxdrüse und damit an den Bestimmungsort zu gelangen. Der Rest wird geschluckt und gelangt so in den Darmtrakt der Ameisen. Vor allem bei solchen Ameisen, deren Pharynxdrüsen bereits mit zahlreichen Larven besetzt waren, die also kaum mehr Platz für weitere Larven boten, fand ich auch im Darm mehrfach Nematodenlarven, die jedoch den dort herrschenden Bedingungen nur schwer widerstehen können und zum Großteil tot waren. Ob es einem Teil der abgeschluckten Larven gelingt, den Darm unversehrt zu passieren und damit wieder lebend ins Freie zu gelangen, ist noch nicht geklärt. Auffallend ist, daß selbst bei einer derart massiven Infektion, wie sie in Kunstnestern erzielt werden kann, sich der Befall der Ameisen stets ausschließlich auf die Pharynxdrüsen beschränkt. Alle anderen Drüsen des Ameisenkopfes, so die Maxillar-, die Mandibular- und die Labialdrüsen, waren stets frei von Nematodenlarven, auch bei solchen Ameisen, deren Pharynxdrüsen unter der Fülle der Nematodenlarven schier zu bersten drohten. Während bei den Maxillar- und Mandibulardrüsen, deren geringe Größe und deren Mündungsort gleich am Beginn der Mundöffnung eine Infektion zumindest erschweren, wenn nicht verhindern könnten, bietet die Labialdrüse zumindest im Hinblick auf ihre Größe eigentlich kein ersichtliches Hindernis für eine Infektion. Da die Pharynxdrüse erst unmittelbar hinter dem Pharynx in das Darmrohr mündet, wäre es möglich, daß erst dort, also nach Passage des Schlundes für die Nematoden eine Möglichkeit zur Einwanderung besteht, wenn nicht gar bestimmte physiologische Eigenheiten der Pharynxdrüse ein gezieltes, vielleicht chemotaktisch gesteuertes Einwandern der Nematodenlarven bedingen. Festzustellen bleibt jedenfalls, daß trotz der mangelnden Wirtsspezifität bei *Diploscapter lycostoma* und *Caenorhabditis dolichura* eine ausgesprochene Organspezifität vorliegt, die sich in dem ausschließlichen Befall der Pharynxdrüsen äußert. Bezeichnenderweise sind auch die beiden anderen nur selten in Ameisen anzutreffenden und vielleicht am Beginn einer sich anbahnenden engeren Bindung an diese stehenden Diplogasteriden (*Eudiplogaster histophorus* und *Pristionchus lheritieri*) in der Pharynxdrüse gefunden worden (s. o.).

Da, wie bereits erwähnt und durch die monatelange Haltung in Kulturen bewiesen, die Bindung der genannten Nematodenarten an die Ameisen nur fakultativ, ein Aufenthalt in den Pharynxdrüsen der Ameisen also keineswegs erforderlich ist, mag eine solche Spezialisierung auf ein bestimmtes Organ (die Pharynxdrüse) mit all den zur Auffindung derselben nötigen Verhaltensweisen überraschen. Es lag daher

nahe zu untersuchen, ob es gelingt, auch andere saprobionte Nematoden vergleichbarer Größe und Lebensweise im Versuch dazu zu bringen, Ameisen zu infizieren. Besonders erfolgversprechend erschienen dabei solche Formen, deren Bindung an bestimmte Tiere bereits bekannt ist, und die eine ähnliche Biologie wie *Diploscapter lycostoma* und *Caenorhabditis dolichura* aufweisen. Hier boten sich in erster Linie die als Larven in den Nephridien von Lumbriciden lebenden Rhabditiden an, denen Völk (1950) eine eingehende Studie gewidmet hat. Auch *Pelodera (Pelodera) strongyloides* (A. Schneider 1860) Schneider 1866, die nach den Untersuchungen von Stammer (1956) und Osche (1956) als Larve fakultativ in der Augenhöhle und unter der Haut von Mäusen zu leben vermag, erschien für solche Versuche günstig. Schließlich habe ich noch *Rhabditis (Rhabditella) octopleura* Steiner 1929, einen Saprobionten, der keine vergleichbare Bindung an ein anderes Tier aufweist, für diese Experimente benutzt. Von den in Regenwürmern *(Lumbricus)* lebenden Nematoden (mehrere Arten,

Tabelle 21. *Versuche zur künstlichen Infektion der Ameisen mit Nematodenarten*

Ameisenart	In der Natur infiziert mit	Nest ohne Infektion (zum Vergleich)	Künstliche Infektion mit					
			Caenorhabditis dolichura	*Diploscapter lycostoma*	*Rhabditis octopleura*	*Pelodera strongyloides*	Nematodenkultur *Rhabditis* sp. aus Regenwürmern	Nematodenkultur *Diplog.* sp. aus Regenwürmern
Lasius fuliginosus . .	*Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma*	–	+	+	–	–		
Lasius niger	*Caenorhabditis dolichura*, *Diploscapter lycostoma*, *Eudiplogaster histophorus* und *Pristionchus lheritieri*	–	+	+	–	–	–	
Formica rufa	*Caenorhabditis dolichura*	–	+	+	–	–	–	–
Myrmica laevinodis . .	(–)	–	+	+	–	–	–	–
Tetramorium caespitum	(–)	–	+	+	–	–	–	–

+ = Befall, — = kein Befall, (—) = Befall äußerst selten.

die nicht näher bestimmt wurden), beschaffte ich mir durch Abtöten und Zerhacken eines Regenwurms, auf dessen Kadaver diese Nematoden sich reichlich entwickelten, eine Massenkultur. Während diese Kultur aus mehreren Arten gemischt war, standen mir von *Rhabditis octopleura* und *Pelodera strongyloides* Reinkulturen zur Verfügung, die aus Tausenden von Individuen bestanden. Die genannten Nematodenarten wurden im Kunstnest den 5 Ameisenarten *Lasius fuliginosus*, *L. niger*, *Formica rufa*, *Myrmica laevinodis* und *Tetramorium caespitum* geboten, jenen Ameisen also, die so leicht mit *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* zu infizieren waren (s. Tabelle 21). Wenngleich die genannten Ameisen auch mit diesen Nematodenlarven in engsten Kontakt kamen und solche vielfach am Kopf und an den Mundwerkzeugen, besonders den Mandibeln, nachweisbar waren, was als normale „Verschmutzung" zu erwarten war, ließen sich selbst nach einer Versuchsdauer von 45 Tagen in keinem Falle Larven dieser Rhabditiden in den Drüsen des Ameisenkopfes nachweisen. Obwohl sowohl *Pelodera strongyloides* als auch *Rhabditis octopleura* nahe verwandt zu den beiden typischen Ameisennematoden *(C. dolichura, D. lycostoma)* sind, fehlt ihnen offensichtlich das letzteren eigene spezifische Verhalten, das für die Infektion der Pharynxdrüsen unerläßlich zu sein scheint. Dieses Ergebnis zeigt, wie weitgehend spezialisiert bestimmte Nematodenarten sein können, selbst dann, wenn es sich nur um „Phasen" ihres Entwicklungszyklus handelt, die ohne weiteres übergangen werden können, also keineswegs obligatorisch sind, wie der Aufenthalt in den Pharynxdrüsen von Ameisen.

VII. Das Auswandern der Nematodenlarven aus den Ameisen

Wie bereits betont, werden die Larven der Nematoden in den Pharynxdrüsen der Ameisen in keinem Falle adult, solange die Ameise noch lebt. Sie müssen also, um geschlechtsreif zu werden und sich fortzupflanzen, die Ameise verlassen. Um dieses Auswandern der Nematodenlarven aus den Ameisen nachzuweisen, wurden folgende Versuche angestellt. Kunstnester, deren Erde durch Erhitzen frei von etwa vorhandenen Nematodenlarven gemacht worden war, wurden mit stark infizierten Ameisen folgender Arten besetzt: *Formica rufa*, infiziert mit *Caenorhabditis dolichura* und *Lasius flavus*, infiziert mit *Diploscapter lycostoma*. Jedes Kunstnest wurde mit je 100 Ameisen beschickt. Nach 25 Tagen untersuchte ich die Erde dieser Kunstnester und fand in jedem Fall die betreffenden Nematodenarten auch frei in der Erde. Da während der Versuchsdauer keine Ameisen eingegangen sind, müssen die Larven demnach die lebenden Ameisen verlassen haben. Für die Auswanderung stehen zwei Wege offen: nach dem Verlassen der Pharynxdrüse gelangen die Larven in den Vorderdarm und können nun entweder

über den Pharynx und die Mundöffnung auswandern, oder sie können jedoch auch den Weg über den Darm zum Anus einschlagen. Letzterer Auswanderungsweg kann jedoch nur als weniger wahrscheinlich angesehen werden, da die bei Masseninfektion in den Darm gelangenden Larven meist dort absterben (s. o.). So bleibt es anzunehmen, daß die Nematodenlarven zu einem Teil über den Mund auswandern. In einem Falle hatte ich das Glück, aus dem Mund einer Ameise, die ich beim Fressen unter dem Binokular beobachtete, eine Larve auswandern zu sehen. Ist so erwiesen, daß die Nematodenlarven in der Lage sind, die lebende Ameise aktiv zu verlassen, so wird eine andere Möglichkeit, ins Freie zu gelangen, wahrscheinlich die häufigere sein. Sobald nach dem Tod einer Ameise die inneren Organe sich zu zersetzen beginnen und damit ein zunächst leicht saprobes Substrat entsteht, setzt die Weiterentwicklung der Nematodenlarven in den Pharynxdrüsen ein, so daß man in den Köpfen verendeter Ameisen häufig bereits adulte Würmer antrifft, denen der sich weiter zersetzende Kadaver ein günstiges Substrat liefert. Auf diesem schreiten die Würmer dann auch zur Vermehrung, so daß auf diese Weise „kleine Kulturen" entstehen. Da Ameisen ihre toten Artgenossen vielfach auffressen, können sie sich somit gleich wieder neu infizieren.

VIII. Die Wechselbeziehungen zwischen den Ameisen und den Larven der Nematoden in den Speicheldrüsen

Die wichtige Frage, welche Rolle der Aufenthalt der Larven in den Speicheldrüsen von Ameisen für die Entwicklung dieser Nematoden spielt, ist nicht leicht zu beantworten. Wie schon mehrfach betont, lassen sich die hier zur Rede stehenden Nematoden über viele Generationen und, wie man aus ähnlichen Untersuchungen bei anderen, etwa an Regenwürmer, Schnecken oder Mäuse gebundene Arten schließen kann, wahrscheinlich unbeschränkt weiterzüchten, ohne jemals ein Stadium im „Wirtstier" durchlaufen zu haben. Selbst die im adulten Zustand in den Larven von *Dorcus parallelopipedus* L. lebende *Rhabditis (Rhabditis) insectivora* (Körner 1954), die aber auch frei im Bohrmehl dieser Lamellicornier-Larve sich fortzupflanzen vermag, konnte Osche über Jahre in Coprokultur ohne Kontakt mit der Käferlarve züchten. Alle bisher bekannten saprobionten Rhabditiden scheinen dann, wenn überhaupt, nur fakultativ eine Bindung an bestimmte Tiere aufzuweisen. Selbst die Frage, ob die Larven während ihres Aufenthaltes in einem Wirtstier nennenswert Nahrung zu sich nehmen, ist vielfach noch nicht eindeutig entschieden. Im Falle der hier zur Diskussion stehenden beiden an Ameisen gebundenen Rhabditiden spricht jedoch viel für eine Nahrungsaufnahme der Larven in den Pharynxdrüsen der Ameisen. Vor allem bei starkem Befall, wie er sich

bei künstlicher Infektion in den Versuchsnestern einstellte, bleibt dieser nicht ohne sichtbare Wirkung auf Form und Struktur der Pharynxdrüse. So sind befallene Pharynxdrüsen in der Regel, vor allem bei starkem Befall, auffällig vergrößert im Vergleich zu den Drüsenschläuchen unbefallener Ameisen. Die Länge vergleichbarer Drüsenschläuche bei nicht infizierten Tieren von *Formica rufa* mißt um 405 μ, während die infizierter Tiere um 630 μ messen. Entsprechende Ergebnisse lieferte eine Messung bei *Lasius niger*, wo bei uninfizierten Tieren die Länge der Drüsenschläuche um 300 μ, bei infizierten um 420 μ schwankt. Dabei wurden jeweils die zentral stehenden längsten Drüsenschläuche der Pharynxdrüsen gemessen. Wenngleich bei diesen starken Infektionsgraden die einzelnen Drüsenschläuche relativ dicht mit Larven besetzt waren, glaube ich nicht, daß die Vergrößerung ein reiner „Dehnungseffekt" ist, sondern vielmehr, daß hier eine Reaktion des Drüsengewebes auf den Befall vorliegt. Auch die Wandzellen der Drüsenschläuche, die in einer einschichtigen Lage das Drüsenlumen dieser tubulösen Drüsen umgeben, erfahren durch den Befall Veränderungen. Während unbefallene Drüsen ein hohes Epithel mit großen Kernen zeigen, ist dieses bei starkem Befall sehr verändert, so daß vielfach nur noch ein dünnes Häutchen wie eine Basalmembran übrig bleibt. Zellkerne und Zellgranula sind nicht mehr zu erkennen (Abb. 5). Diese Zerstörung der Zellstruktur ist entweder eine Reaktion auf die Stoffwechselprodukte der Nematodenlarven, oder aber sie wird aktiv von den Nematodenlarven hervorgerufen, und die Larven fressen den Inhalt der Epithelzellen. Welche der beiden Möglichkeiten zutrifft, konnte ich nicht entscheiden. Letzteres würde bedeuten, daß wir es hier mit einem echten „Larvalparasitismus" zu tun hätten, die Larven also während ihres Aufenthaltes in der Speicheldrüse Nahrung zu sich nehmen. Dafür spricht auch, daß es gelingt, aus den Speicheldrüsen herauspräparierte Larven in blankem Wasser (also ohne jeden Zusatz eines Nährsubstrates) im „hängenden Tropfen" bis zur Geschlechtsreife zu bringen. Offensichtlich reichen die während des Aufenthaltes in der Drüse angesammelten Nährstoffe aus, um die Entwicklung im Freien ohne weitere Nahrungsaufnahme zu ermöglichen. Interessanterweise erwies sich die von dem Nematodenlarven in den Drüsen erreichte Körpergröße als abhängig von der Größe der bewohnten Pharynxdrüse. Wurden Ameisen einer großen Art, z. B. *Formica rufa*, und einer kleinen Art, z. B. *Tetramorium caespitum*, künstlich mit *Caenorhabditis dolichura* — Larven aus derselben Großkultur — infiziert, so erreichten diese bei *Formica rufa* in den Pharynxdrüsen eine Länge von 420—480 μ, während sie bei *Tetramorium caespitum* nur 360—375 μ groß wurden. Dieser Tatbestand, daß Parasiten in größeren Wirten bzw. in den entsprechend größeren Organen derselben, sich zu stärkeren Tieren entwickeln als in kleinen

Abb. 5a—c. Schläuche der Pharynxdrüse einer Arbeiterin von *Formica rufa:* a nicht infiziert; b kurze Zeit nach Infektion; c längere Zeit nach Infektion; der Schlauch ist erweitert, die Epithelzellen sind stark abgeflacht.

Wirten, ist auch von einer Reihe von Parasiten, die in Wirbeltieren schmarotzen, bekannt und als „Harrisonsche Regel" bezeichnet worden. (Neuere Diskussion dieses Tatbestandes bei Osche 1958.) Diese

Abhängigkeit der Körpergröße der Larven von der Größe der besiedelten Ameise habe ich auch in freier Natur bei weiteren Ameisenarten bestätigt gefunden. So waren die Larven von *Caenorhabditis dolichura* bei den großen *Formica*-Arten stets größer als bei den kleinen *Lasius*-Arten *L. flavus, L. niger, L. brunneus* und *L. alienus.*

Wie wirkt der Befall mit Nematodenlarven nun auf die einzelnen Ameisen? Während in der Natur sich immer nur relativ wenige Larven je Drüse eines Ameisenindividuums finden ließen (maximal bis zu 43 Stück) und unter diesen Verhältnissen auch nur schwer festzustellen ist, wie ein solcher Befall, der ja immer nur einzelne Individuen einer Kolonie betrifft, wirkt, boten sich in den Kunstnestern günstigere Beobachtungsverhältnisse. Zum einen waren bei künstlicher Infektion nach kurzer Zeit nahezu alle Ameisenindividuen des Kunstnestes befallen, und zum anderen war dieser Befall so massiv, daß vielfach das gesamte Lumen der Pharynxdrüsen von Nematodenlarven erfüllt war. Unter diesen Umständen sollte man eine starke Schädigung der infizierten Ameisen erwarten. In der Tat zeigte sich bei stark infizierten Individuen von *Formica rufa* nach einiger Zeit eine gewisse Abnahme der Agilität, und diese Ameisen starben früher als die in Vergleichsnestern lebenden uninfizierten Artgenossen. Überraschenderweise lebten jedoch massiv infizierte *Lasius fuliginosus* in den Kunstnestern über 8 Monate, ohne irgendwelche Symptome zu zeigen. Wenn selbst unter diesen Extrembedingungen bei künstlicher Infektion der von den Nematodenarten auf die Ameisen ausgeübte Einfluß relativ so gering bleibt, so kann man schließen, daß die unter natürlichen Verhältnissen lebenden und stets weit schwächer infizierten Ameisen durch den Aufenthalt der Nematodenlarven in ihren Pharynxdrüsen nicht oder nur sehr wenig geschädigt werden.

IX. Biologisch-ökologische Kennzeichnung der Ameisennematoden

Die beiden Arten *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* können wir auf Grund ihrer weiten Verbreitung bei den Ameisen der Unterfamilie Camponotinae als typische „Ameisennematoden" oder myrmecophile Nematoden bezeichnen. Sie gehören beide zur Familie der Rhabditidae und verteilen sich auf die beiden Unterfamilien Rhabditinae mit *Caenorhabditis dolichura* und Diploscapterinae mit *Diploscapter lycostoma.* Die Rhabditinae stellen eine außerordentlich artenreiche Unterfamilie freilebender Nematoden dar, die als Saprobionten und Erdbewohner weitest verbreitet sind und vielfach in großer Individuenzahl auftreten. Die Diploscapterinae dagegen sind in Europa nur mit 3 Arten vertreten, von denen *Diploscapter coronata* der häufigste ist. Die beiden anderen Arten *Diploscapter lycostoma* und *D. nodifera* dagegen muß Meyl (1960) auf Grund der Literaturangaben als selten

bezeichnen, was zumindest für *Diploscapter lycostoma* nach vorliegender Untersuchung sicherlich nicht mehr zutrifft. Wenn diese Art bisher nur wenig gefunden wurde, so deshalb, weil man von ihrem „Zusammenleben" mit Ameisen nichts wußte. Im Hinblick auf die Fortpflanzungsbiologie unserer beiden Ameisennematoden fällt auf, daß beide Hermaphroditen sind, bei denen Selbstbefruchtung die Regel ist, so daß ein einziges Exemplar ausreicht, eine neue Generation hervorzubringen. Die äußerst selten auftretenden Residualmännchen sind zwar für die genaue Bestimmung der Arten äußerst nützlich, spielen aber für die Vermehrung sicherlich keine oder nur eine untergeordnete Rolle. Solche Hermaphroditen kennt man auch von anderen Rhabditiden, doch sind sie gegenüber den zweigeschlechtlichen Formen bei weitem in der Minderzahl. Es ist vorstellbar, daß der Hermaphroditismus, der schon einem einzelnen Individuum eine Fortpflanzung gestattet, für einen in derartiger Bindung zu einem „Wirtstier" lebenden Nematoden Vorteile bringt. Auch die in Regenwürmern in ähnlicher Weise lebenden Nematodenarten sind zum Teil Hermaphroditen (s. bei Völk 1950).

Die beiden nur selten in den Pharynxdrüsen gefundenen Diplogasteriden *Pristionchus lheritieri* und *Eudiplogaster histophorus*, über deren Bindung der geringen Zahl der Funde wegen nichts Sicheres ausgesagt werden kann und die wir bestenfalls mit allem Vorbehalt als „myrmecophil" bezeichnen können, sind zweigeschlechtlich und weisen ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis auf.

Sowohl *Caenorhabditis dolichura* als auch *Diploscapter lycostoma* zeigen in der Kultur ein besonderes Verhalten der Larven, das als Winkverhalten von einer Reihe anderer Rhabditiden ebenfalls bekannt ist (s. Sachs 1950 und Osche 1952). Unter „Winken" versteht man bekanntlich eine besondere Verhaltensweise der Larven III bestimmter Nematoden, die sich, wenn ihnen die Bedingungen im Substrat nicht mehr zusagen, mit dem Großteil des Körpers frei in die Luft erheben und so, nur noch mit dem Hinterende dem Substrat verhaftet, suchende, pendelnde Bewegungen ausführen. Dadurch steigt die Chance, mit einem Insekt in Berührung zu kommen, von welchem sich diese Formen verschleppen lassen (Phoresie). Von dieser Phoresie führt bei einer Reihe von Nematoden ein direkter Weg über vor allem bei Insekten deutlich zu verfolgende Stufen zum Parasitismus (zusammenfassend bei Stammer 1955). Es liegt nahe, daß auch bei den beiden myrmecophilen Rhabditiden dieses Winkverhalten eine Infektion der Ameisen erleichtert. Inwieweit auch hier zunächst nur Phoresie vorlag, die genannten Arten sich von Ameisen also zunächst nur verschleppen ließen und erst später dazu übergegangen sind, die Pharynxdrüsen zu besiedeln, läßt sich heute nicht mehr mit Sicherheit beurteilen. Alle 4 in Ameisen gefundenen Nematodenarten sind bereits zum Teil häufig, zum Teil selten

von anderen Autoren als freilebende Formen gefunden worden. Nähere Angaben über die Biotope, in denen sie frühere Autoren antrafen, finden sich im systematischen Teil bei den einzelnen Arten.

Überblicken wir die aus diesen Angaben zu entnehmende Verbreitung der 4 in dieser Arbeit behandelten Nematoden, so ergibt sich zusammenfassend, daß es sich bei allen vieren um mehr oder weniger euryöke Saprobionten handelt. Lediglich *Eudiplogaster histophorus* scheint an Mulm von Bäumen und an Baumfluß strenger gebunden zu sein und in anderen saproben Substraten, so tierischen Exkrementen, Aas und Kompost, zu fehlen. Diese Art wird nach den bisher vorliegenden Beobachtungen auch nicht von Insekten übertragen, womit übereinstimmt, daß ich bei ihr auch keine Winklarven feststellen konnte. Von den restlichen drei Arten dagegen ist eine Übertragung durch Insekten (Phoresie) bekannt. Besonders hervorgehoben zu werden verdient, daß alle vier Arten im Baummulm und im Baumfluß zum Teil sogar häufig nachgewiesen werden konnten, was möglich erscheinen läßt, daß von diesen von vielen Ameisen nicht selten aufgesuchten Substraten her die Besiedelung der Ameisen (und das heißt der Camponotinae) ihren Ausgang nahm.

X. Biologie und Verhalten der Nematoden in den Kulturen

1. Entwicklung und Zucht

Um für bestimmte, oben näher beschriebene Versuche und Vergleiche ein genügend zahlreiches Nematodenmaterial stets vorrätig zu haben, wurde versucht, von den gefundenen Arten „Großkulturen" anzulegen und diese möglichst lange zu erhalten. Die Beobachtung dieser Kulturen brachte auch einige allgemeine Ergebnisse über die Biologie der in Rede stehenden Nematoden, über die hier kurz berichtet werden soll. Um die aus den Ameisenköpfen herauspräparierten Larven zur Entwicklung zu bringen, bedarf es zunächst, wie schon erwähnt, keiner besonderen Nährsubstrate, da sich diese Larven dank der angesammelten Reservesubstanzen auch im blanken Wasser zu adulten Tieren entwickeln können. Eine weitere Vermehrung dieser so gewonnenen Geschlechtstiere setzt allerdings ein Nährsubstrat voraus. Ich versuchte mit unterschiedlichem Erfolg verschiedene Substrate. Neben ganzen feucht gehaltenen Kartoffelstücken oder fein geriebenen Kartoffeln wurde vor allem Fleisch und Fleischsaft benutzt. Wichtig ist, daß die einsetzenden Zersetzungsvorgänge nicht zu stürmisch verlaufen, da dadurch Verhältnisse in den Kulturen entstehen, die den Nematoden nicht zuträglich sind. Als beste Zuchtmedien erwiesen sich feingeschnittene rohe Kartoffeln bzw. Fleischsaft (über dessen Gewinnung s. Methodik). *Caenorhabditis dolichura* gedieh vor allem auf den Kartoffeln, die mäßig feucht

gehalten wurden, sehr gut und produzierte alle 6 –11 Tage eine neue Generation, so daß in kurzer Zeit große Mengen von Nematoden dieser Art die Kulturen bevölkerten. Es gelang, *Caenorhabditis dolichura* bis zu 8 Wochen in solchen Kulturen zu halten, jedoch wurden mit zunehmendem Alter der Kulturen die Tiere immer kleiner, und es trat Aparität auf (s. u.). Etwa nach 4 Wochen sagt den Nematoden der Zustand des Substrates bereits nicht mehr voll zu, und es beginnen die ersten Winklarven aufzutreten. Um stets „vitale" Kulturen zur Verfügung zu haben, wurde jedoch das Substrat in der Regel alle 4—6 Tage erneuert. Auf diese Weise konnte *Caenorhabditis dolichura* über die ganze Zeit der Untersuchung (etwa 2 Jahre) am Leben erhalten werden, ohne daß die Larven je mit Ameisen in Berührung kamen. Es besteht kein Zweifel, daß es möglich ist, diese Art auf diese Weise unbeschränkt weiter zu halten.

Diploscapter lycostoma läßt sich zwar ebenfalls auf kleingehackten rohen Kartoffelstücken züchten, gedeiht dort jedoch nicht so gut wie in Fleischsaft oder auf kleinen sich zersetzenden Fleischstücken. Dort kommt es alle 15—19 Tage zu einer neuen Generation, was zu einem allmählichen Anwachsen der Individuendichte führt, schließlich aber Massenkulturen ergibt. Das Zuchtsubstrat wurde alle 4—6 Tage erneuert bzw. ergänzt. Im Fleischsaft lebten diese Nematoden praktisch in reiner Flüssigkeit und bewegten sich schwimmend fort, was jedoch den natürlichen Verhältnissen nicht entspricht. Winklarven traten selbstverständlich nur in Kulturen auf faulendem Fleisch und stets nur vereinzelt auf.

Die beiden nur selten auftretenden Diplogasteriden ließen sich weit schwerer züchten. In beiden Fällen erwiesen sich zerhackte Kartoffelstückchen noch als günstigstes Zuchtmedium. *Pristionchus lheritieri* entwickelte sich auf diesem Substrat jedoch nur schlecht, brachte erst nach 26 Tagen die nächste Generation hervor, deren Weiterhaltung unter diesen Kulturbedingungen nicht glückte. Auch *Eudiplogaster histophorus* entwickelte sich in Kartoffelkulturen nur sehr langsam und brachte etwa alle 25 Tage eine neue Generation hervor. Es gelang, diese Art über 10 Monate in Kultur zu halten, jedoch kam es nie zu einer ausgesprochenen Massenentwicklung, so daß stets nur ein spärliches Material zur Verfügung stand, worin begründet liegt, daß mit dieser Art keine Infektionsversuche durchgeführt werden konnten. Winklarven konnten in den Kulturen dieser Art nicht festgestellt werden.

2. Das Auftreten von Residualmännchen

Wie erwähnt, liegt sowohl bei *Caenorhabditis dolichura* als auch bei *Diploscapter lycostoma* Hermaphroditismus vor. In den frisch angelegten Kulturen, ausgehend von Larven, die den Ameisenköpfen entnommen

waren, konnte ich bei beiden Arten in den ersten Wochen keine Männchen finden. Bei *Diploscapter lycostoma* entdeckte ich erst nach 43 Tagen die ersten, äußerst seltenen Männchen, die demnach etwa der 3. Generation angehörten. Dieses Auftreten der Männchen blieb auf wenige Tage beschränkt, und im weiteren Verlauf der Haltung konnten keine Männchen mehr beobachtet werden. Insgesamt habe ich von dieser Art nur 8 Männchen gefunden. Auch Völk, auf den die Erstbeschreibung von *Diploscapter lycostoma* zurückgeht, hat nur 3 Männchen finden können. Bei *Caenorhabditis dolichura* traten die Männchen gar erst nach 6 Monaten auf, blieben jedoch stets außerordentlich selten. Sie wurden immer nur in Kulturen gefunden, die regelmäßig mit frischem Substrat beschickt wurden; in überalteten Kulturen, in denen die Art aber dennoch gedieh, traten sie nie auf. Wenngleich die Residualmännchen bei diesen beiden Arten also sporadisch und stets in außerordentlich geringer Zahl auftraten, besitzen sie wenigstens bei *Caenorhabditis dolichura* vollen Sexualinstinkt. Es gelang mir, bei dieser Art einmal unter dem Binokular eine normale Kopulation zu beobachten, die genau so ablief, wie wir es von anderen zweigeschlechtlichen Rhabditiden kennen. Das Männchen versucht zunächst, das stilliegende Weibchen zu umschlingen, führt dann mit dem eine gut ausgeprägte Bursa tragenden Hinterende suchend tastende Bewegungen entlang des Körpers des Weibchens aus, bis es die Vulvaregion gefunden hat und die Spicula einführt. Gegen Ende des Kopulationsvorganges ergießt das Männchen ein Sekret, das noch innerhalb der Bursa, die fest an die Vulvaregion angepreßt wird, erstarrt und dabei eine leicht gelbliche Farbe annimmt. Dieses „Begattungszeichen" verschließt die Vulva nach vollzogener Kopula und wird erst bei der Eiablage gesprengt.

3. Die Aparität

Bei einigen freilebenden Nematoden ist eine eigenartige Erscheinung beschrieben, die als Aparität bezeichnet wird. Eine umfassende Darstellung dieses Phänomens bietet sich bei Pätzold 1958 und Loof 1959, welche diese Erscheinung „Endotokia matricida" nennen. Man bezeichnet damit das Unvermögen weiblicher Nematoden, die Eier abzulegen. Dennoch beginnen diese sich im Uterus der weiblichen Tiere zu entwickeln, bis schließlich die Larven ausschlüpfen. Auch diesen gelingt es nicht, auf normalem Wege über die Vulva ins Freie zu gelangen. Die Larven beginnen daher nach einiger Zeit, zunächst durch ihre heftigen Bewegungen den Uterus des Weibchens zu sprengen und gelangen so in die Leibeshöhle. Dies hat über kurz oder lang den Tod des Muttertieres zur Folge, dessen innere Organe sich nun langsam zu zersetzen beginnen und so den oft zahlreichen Larven als Nährsubstrat dienen. Letztere wachsen daher im toten Muttertier langsam heran, vermögen

aber, da die Cuticula des Weibchens zunächst der Zersetzung widersteht, diese immer noch nicht zu verlassen. Man findet dann solche Muttertiere völlig leer gefressen und erfüllt mit den Larven, wobei die leere Hülle sich hin und her bewegt, was jedoch ausschließlich durch die heftigen Bewegungen der eingeschlossenen Larven bedingt wird. Erst nach Tagen gelingt es den eingeschlossenen Larven schließlich die Cuticula des Muttertieres zu sprengen und so ins Freie zu gelangen. Über die Ursache dieser Aparität lassen sich vorläufig nur Vermutungen anstellen. Auffallend bleibt, daß sie bei den von mir gehaltenen Tieren von *Caenorhabditis dolichura* immer nur in überalterten Kulturen auftrat, also dann, wenn die Tiere zu kümmern beginnen. In stets mit neuem Material versorgten Kulturen beobachtete ich dieses Phänomen nie, woraus zu schließen ist, daß es sich um eine Art „Mangelerscheinung" handelt.

E. Systematik der Nematoden

In diesem Kapitel sollen die 4 in Ameisen gefundenen Nematoden kurz beschrieben sein und von jeder eine Reihe von Abbildungen gegeben werden. Wenngleich alle 4 Arten bereits aus der Literatur bekannt sind und zum Teil auch detailierte Beschreibungen von ihnen vorliegen, scheint es mir angebracht, gewissermaßen als Beleg und als Grundlage für weitere Bearbeitungen das mir vorliegende Material nochmals darzustellen. Darüber hinaus bringt diese Beschreibung doch noch manche Ergänzungen zu den Angaben aus der Literatur.

Von jeder Species werden Angaben über ihre Verbreitung gemacht, um zu zeigen, wie häufig einzelne von ihnen unabhängig von Ameisen gefunden wurden.

Zeichen- und Abkürzungserklärungen

$a = \frac{\text{Körperlänge}}{\text{Körperdurchmesser}}$ männl. = männlich

$b = \frac{\text{Körperlänge}}{\text{Oesophaguslänge}}$ weibl. = weiblich

$c = \frac{\text{Körperlänge}}{\text{Schwanzlänge}}$ $\text{Vulva} = \frac{\text{Abstand Kopf—Vulva}}{\text{Gesamtkörperlänge}}$ %

I. *Caenorhabditis dolichura* (Schneider 1866) Dougherty 1955 (Abb. 6)

Syn. Rhabditis janeti de Man (1894). Diese Art ist erstmals von Janet 1893 aus den Pharynxdrüsen der Ameisen *Formica rufa* und *Lasius flavus* bei Beauvais in Frankreich gefunden worden. In einer ersten Arbeit gibt Janet eine kurze Beschreibung dieser Art, ohne sie wissenschaftlich zu benennen, was in einer Fußnote zu der Arbeit

JANETs 1893 von H. DE LACAZE-DUTHIERS nachgeholt wird, welcher vorschlägt, die Art zu Ehren ihres Entdeckers *Pelodera janeti* zu nennen. 1894 haben dann sowohl JANET selbst als auch DE MAN die Art ausführlicher beschrieben, wobei sie letzterer unter dem Namen *Rhabditis janeti* LAC. DUTH. führt. DE MAN weist bereits in der Diskussion darauf hin, daß diese Art große Ähnlichkeit mit *Rhabditis dolichura* aufweist. glaubt jedoch auf Grund kleinster Unterschiede feststellen zu können. daß beide nicht identisch sind. Das mir vorliegende Material ergibt jedoch zweifelsfrei, daß *Rhabditis janeti* synonym zu *Rhabditis dolichura* (SCHNEIDER 1866) ist. Letztere war zunächst von SCHNEIDER ohne weiteren Text allein durch Abbildungen beschrieben worden und zwar ausschließlich die hermaphroditischen Tiere. BÜTSCHLI 1873 gibt eine etwas ausführlichere Darstellung, aber erst MAUPAS 1900 berichtet über die seltenen Residualmännchen. FILIPJEV und SCHUURMANS-STEKHOVEN 1941 erwähnen in ihrem Handbuch ebenfalls *Rhabditis janeti*. zitieren jedoch nur die Angaben von DE MAN 1894 und kopieren Abbildungen dieses Autors. Die erste eindeutige Beschreibung der Art unter Beigabe auch guter Abbildungen der Residualmännchen bringt VÖLK 1950; dessen Angaben über die charakteristischen Kennzeichen von *Caenorhabditis dolichura* (bei VÖLK noch als *Rhabditis dolichura* geführt) konnte ich voll bestätigen. OSCHE 1952 schildert in seiner Monographie der Gattung *Rhabditis* den Bau der Mundhöhle und stellt die Art in das von ihm neu errichtete Subgenus *Caenorhabditis*. DOUGHTERY 1955 schließlich erhob dieses Subgenus zum Gattungsrang, wodurch die Art den jetzt gültigen Namen *Caenorhabditis dolichura* (SCHNEIDER 1866) DOUGHERTY 1955 trägt.

Maße in mm:

	Weibchen (10 Tiere gemessen) *Gute Kultur*	*Weibchen (10 Tiere gemessen)* *Schlechte Kultur*
Gesamtlänge	0,914— 0,928	0,870— 0,884
Größte Breite	0,055 — 0,058	0,041— 0,043
Oesophagus	0,151 — 0,154	0,151— 0,154
Schwanz (ab Anus)	0,048— 0,050	0,065— 0,067
a	16,0 —16,6	20,5 —21,2
b	6,0 — 6,1	5,7 — 5,8
c	18,5 —19,0	13,2 —13,4
Vulva-%	54,5 —54,7	55,8 —56,1

	Männchen (10 Tiere gemessen)		
Gesamtlänge	0,765—0,870	Gubernaculum Länge	0,019— 0,024
Maximale Breite	0,031—0,038	a	23,0—24,7
Oesophagus	0,152—0,175	b	5,0— 5,1
Schwanz (ab Anus)	0,024—0,027	c	32,0—32,2
Spicula Länge	0,031—0,038		

Abb. 6a—k. *Caenorhabditis dolichura*. a Männliches Hinterende, ventral; b männliche Kloakenregion, lateral; c und g männliches Hinterende, lateral; d weibliches Vorderende; e männliches Hinterende, lateroventral; f weiblicher Kopf; h und i weibliches Hinterende, lateral; k Vulvaregion mit Eiern, lateral

Kurze Beschreibung der Art (Abb. 6).

Caenorhabditis dolichura ist ein protandrischer Hermaphrodit. Schon Janet berichtet, daß Männchen nur außerordentlich selten auftreten.

Auch in allen Beschreibungen von *Rhabditis dolichura* wird das völlige Fehlen oder die große Seltenheit der Männchen (Residualmännchen) erwähnt. Charakteristisch für den Hermaphroditen ist 1. der Typ der Mundhöhle, deren Metastom je zwei zipfelartige Auswüchse trägt, welche Osche 1952 zuerst beschrieb. 2. Der Oesophagus zeichnet sich durch das Fehlen eines vorderen Bulbus aus, so daß der Corpusanteil als anguilluloid bezeichnet werden kann. Seine Intima weist eine schwache Querleistenstruktur auf (Osche 1952). 3. Die Vulvaregion ist leicht eingeschnürt, worauf auch Völk 1950 besonders hinweist. 4. Der Schwanz ist dolchförmig und seine Cuticula im Verhältnis zu der des Körpers deutlich verstärkt. 5. Das Rectum ist bei dieser Art besonders lang und erreicht etwa 3mal den Durchmesser des Körpers in der Anusregion oder etwa Schwanzlänge. Die seltenen Männchen sind peloder. d. h. die gut entwickelte Bursa schließt die Schwanzspitze völlig ein. Sie wird von 9 kräftigen Bursapapillen gestützt, die in 3 Dreiergruppen angeordnet sind. Die vordersten 3 Papillen stehen stets vor der Kloake, welche zapfenförmig vorgewölbt ist und eine median stehende kleine Sinnespapille trägt. Die restlichen 6 Papillen stehen in 2 Dreiergruppen angeordnet postkloakal. Das letzte Drittel des Schwanzabschnittes ist zapfenartig verjüngt, endet stumpf und trägt die letzten 3 Papillen, von denen die mittlere dorsad gerichtet sein kann, bei anderen Exemplaren jedoch wie alle anderen Papillen ventrad orientiert ist. Die Papillen können in Stellung und Form geringfügig variieren. So erreicht Papille 5 bei manchen Exemplaren den Bursarand nicht. Auf der äußersten Schwanzspitze sind die beiden Phasmidien meist deutlich zu erkennen. Die spitz zulaufenden Spicula sind an ihrem proximalen Ende geknöpft und in ihrem mittleren Abschnitt auffallend breit. Sie sind nicht verwachsen. Ein Gubernaculum ist stets deutlich entwickelt und erreicht etwa die halbe Länge der Spicula. Die Residualmännchen besitzen vollen Sexualinstinkt (s. o.).

Caenorhabditis dolichura ist ovipar bzw. ovovivipar. Die Larven zeigen unter entsprechenden Bedingungen ein Winkverhalten, das bereits von Osche 1952 erwähnt wird. Körner (1954) stellte fest, daß sie sowohl einzeln winken können, daß sie zum Teil aber auch unter Umständen lange, unbewegliche Schnüre bilden, was ich voll bestätigen kann.

Ökologie und Biologie

Ich fand *Caenorhabditis dolichura* bei meinen Untersuchungen bei 10 der 25 untersuchten Ameisenarten, nämlich bei *Lasius fuliginosus*, *L. flavus*, *L. niger*, *L. emarginatus*, *L. brunneus*; ferner bei *Formica sanguinea*, *F. rufa*, *F. nigricans* und *F. fusca*, und schließlich selten bei

Tetramorium caespitum. Es erwiesen sich 58 der insgesamt 198 befallenen Nester als mit dieser Art infiziert. Sie kann daher auf Grund dieser weiten Verbreitung bei Ameisen als myrmecophil bezeichnet werden.

Verbreitung der freilebenden Stadien nach Angaben aus der Literatur

Bereits Völk 1950 und Körner 1954 haben die Angaben aus der Literatur für diese Art zusammengestellt, so daß wegen der Einzelheiten auf diese Autoren verwiesen werden kann. *Caenorhabditis dolichura* darf als weit verbreitete saprobionte Nematodenart bezeichnet werden, die sich in der Erde und vor allem auf Aas häufig finden läßt. Auf letzterem Substrat hat sie vor allem Völk mehrfach nachweisen können, und er hat festgestellt, daß ihre Dauerlarven, wenn auch nicht allzu häufig, von Aaskäfern verschleppt werden. Er fand sie an der Oberfläche des Insektenkörpers angeheftet bei 6 *Necrophorus*-Arten, ferner bei *Thanatophilus*, *Geotrupes* und *Hister*. Sehr häufig scheint *Caenorhabditis dolichura* im Fraßmulm holzbewohnender Cerambyciden, Lucaniden, Scarabaeiden und Elateriden aufzutreten, stellt sie doch die häufigste Art dar, die Körner 1954 bei seinen Untersuchungen des vergehenden Holzes feststellen konnte. Nach Körner erreichte sie zwar im Mulm keineswegs ihr Optimum, bleibt meist klein und produziert nur wenig Eier, entwickelt sich jedoch sofort stark, wenn saprobes Substrat im Mulm auftritt. Eine Verschleppung der Dauerlarven durch Insekten hat Körner mehrfach nachweisen können. Heindl-Mengert 1954 fand *Caenorhabditis dolichura* im Baumfluß verschiedenster Art meist in großer Zahl. In jüngster Zeit erwähnt Niklas 1958 *Caenorhabditis dolichura*, die er an kranken bzw. bereits toten Larven von *Melolontha* spec. und *Phyllopertha horticola* finden konnte. Niklas räumt ein, daß dieser Nematode vielleicht erst die bereits abgestorbenen Larven besiedelt, was auch mir wahrscheinlich erscheint.

Diese hier nur summarisch wiedergegebenen Angaben zeigen, daß *Caenorhabditis dolichura* eine außerordentlich breite ökologische Valenz besitzt, auf die bereits Heindl-Mengert und Körner hingewiesen haben, und daß es ihr dank dieser möglich ist, in den verschiedensten Substraten, selbst in so extremen, wie es gärende Baumflüsse darstellen, zu leben. Um so erstaunlicher ist, daß eine so verbreitete, euryöke Form eine doch so spezielle Bindung an Ameisen eingegangen ist, wie sich aus vorliegender Untersuchung eindeutig ergibt.

II. *Diploscapter lycostoma* Völk 1950 (Abb. 7)

Eine ausführliche Beschreibung der Art mit guten Abbildungen auch der seltenen Männchen findet sich bei Völk 1950.

Maße in mm:

Weibchen (10 Tiere gemessen)		*Männchen (7 Tiere gemessen)*	
Gesamtlänge	0,519— 0,546	Gesamtlänge	0,366— 0,415
Größte Breite	0,031— 0,036	Maximale Breite	0,026— 0,029
Oesophagus	0,082— 0,084	Oesophagus	0,101— 0,105
Schwanz (ab Anus)	0,043— 0,058	Schwanz (ab Anus)	0,024— 0,029
a	15,2 —16,7	Spicula Länge	0,024— 0,026
b	6,3 — 6,5	Gubernaculum Länge	0,007— 0,012
c	9,4 —12,1	a	14,1 —14,3
Vulva-%	55,8 —56,4	b	3,6 — 4,0
		c	14,3 —15,3

Das Vorderende trägt bei beiden Geschlechtern den für die Arten der Gattung *Diploscapter* charakteristischen „Hakenapparat". Der Corpusabschnitt des Oesophagus ist anguilluloid, ein vorderer Bulbus fehlt also.

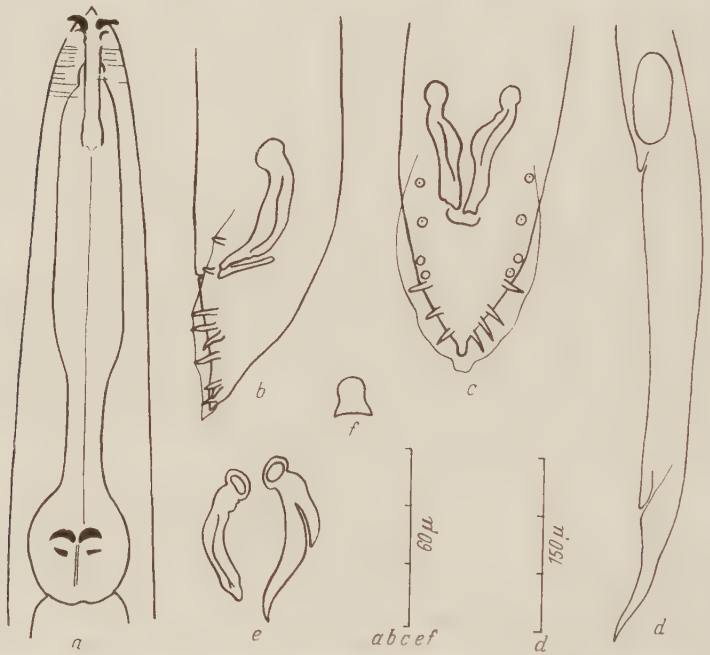

Abb. 7a—f. *Diploscapter lycostoma*. a Vorderende, lateral; b männlicher Schwanz, lateral; c männlicher Schwanz, ventral; d weibliches Hinterende, lateral; e Spicula, lateral; f Gubernaculum, ventral

Die seltenen Männchen tragen eine pelodere relativ schwach entwickelte Bursa, die von 9 Papillenpaaren gestützt wird. Ein Papillenpaar steht stets präkloakal, das 2. Paar auf Höhe der Kloake, alle anderen auf dem Schwanzabschnitt. Die Schwanzspitze ist zu einem kleinen Zapfen verlängert. Genauere Angaben über die Stellung der Bursa-

papillen lassen sich nicht machen, da diese stark variiert, ja nicht einmal ihre Zahl konstant ist. So zeigt Abb. 7b die Lateralansicht eines Männchens mit der vollen Zahl von 9 Papillen, während auf Abb. 7c eine Ventralansicht eines Männchens gegeben wird, auf der rechtsseitig (in Ventralansicht links) nur 7, auf der linken Seite (im Bilde rechts) dagegen 8 Papillen ausgebildet sind. Typisch für diese Art dagegen ist die charakteristische Form der eigenartig gebogenen, proximal stark geknöpften Spicula, die äußerst kräftig cuticularisiert sind und daher sehr stabil wirken. Die Größe der Spicula kann innerhalb ein und desselben Individuums variieren. Das Gubernaculum ist klein und schildförmig. *Diploscapter lycostoma*, von Meyl 1960 als seltene Art bezeichnet, steht dem häufigen *Diploscapter coronata* (Cobb 1893) Cobb 1913 sehr nahe, worauf bereits Völk hinweist. Ob die von letzterem Autor angegebenen Unterschiede zu dieser Art wirklich real sind, mag noch dahinstehen. Die von ihm erwähnte und von Meyl in sein Bestimmungsbuch übernommene Unterscheidung auf Grund der Längs- bzw. Querstrukturierung der Cuticula scheint jedenfalls von nur äußerst geringem Wert. Bei meinen Untersuchungen hat sich nämlich ergeben, daß Tiere aus Reinkulturen am Vorderende zum Teil eine schwächste Querstreifung der Cuticula erkennen ließen, die anderen Exemplaren fehlte, ja bei diesen zum Teil durch eine schwache Längsstreifung ersetzt war. Auch die von Völk angeführten Unterschiede in der Anzahl der Bursapapillen beim Männchen (Völk fand bei *Diploscapter lycostoma* 9 Bursapapillen, Maupas und Schneider dagegen haben bei *Diploscapter coronata* 7 Papillenpaare in wechselnder Stellung beobachtet) wird durch die von mir festgestellte Variabilität dieser Strukturen (ich beobachtete bei verschiedenen Exemplaren 7, 8 oder 9 Papillen auf einer Seite der Bursa) in ihrem Werte sehr eingeschränkt. Höchstwahrscheinlich dürfte *Diploscapter lycostoma* ein Synonym zu *Diploscapter coronata* (Cobb 1893, 1913) sein, doch bleiben weitere vergleichende Untersuchungen noch abzuwarten.

Ökologie und Biologie

Ich fand *Diploscapter lycostoma* bei 13 der 25 untersuchten Ameisenarten, nämlich bei *Lasius fuliginosus*, *L. flavus*, *L. mixtus*, *L. umbratus*, *L. niger*, *L. alienus*, *L. emarginatus*, *L. brunneus*; ferner bei *Formica sanguinea*, *F. nigricans*, *F. polyctena*, *F. lugubris* sowie bei *Myrmica rugulosa*. Von 198 insgesamt untersuchten befallenen Ameisennestern fand sich in 127 *Diploscapter lycostoma*. Damit stellt diese Art den in den Pharynxdrüsen von Ameisen häufigsten und verbreitetsten Nematoden dar, der als typisch myrmecophil bezeichnet werden kann.

Verbreitung der freilebenden Stadien nach Angaben in der Literatur

Völk 1950 fand *Diploscapter lycostoma* relativ häufig auf Aas und stellte fest, daß er sich von 4 *Necrophorus*-, 2 *Thanatophilus*- und 2 *Geo-*

trupes-Arten, ferner von *Oeceoptoma* und *Philonthus* im Stadium der Dauerlarve übertragen läßt. SACHS (1950) stellte die Art in Kuhfladen fest, wo sie in der Sukzession der Nematoden erst spät auftritt. Sie muß in diesem Substrat als „Fremdling" bezeichnet werden. Auch SACHS beobachtete die Dauerlarven, wenn auch selten, bei *Aphodius*- und *Geotrupes*-Arten, zum Teil sogar im Genitalsegment dieser Käfer. KÖRNER (1954) fand *Diploscapter lycostoma* häufig im Käferfraßmulm verschiedener Bäume (sowohl Laub- als auch Nadelbäume) und wiederholt auch in ausgefaulten Höhlen stehender Bäume. Er bezeichnet die Art als „Mulmbewohner". HEINDL-MENGERT 1954 schließlich konnte *Diploscapter lycostoma*, wenn auch nicht häufig, im Schleimfluß der Bäume finden.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß auch *Diploscapter lycostoma* ein offensichtlich verbreiteter Saprobiont ist, der zum Teil genau die gleichen Biochorien wie *Caenorhabditis dolichura* bewohnt. Vor allem im Holzmulm von Bäumen scheinen beide Arten recht verbreitet zu sein.

III. *Pristionchus lheritieri* (MAUPAS 1919) PARAMONY 1952
(Abb. 8 und 9)

Diese früher als *Diplogaster lheritieri* bezeichnete Art ist ausführlich bei HIRSCHMANN 1951 beschrieben, die außerordentlich interessante

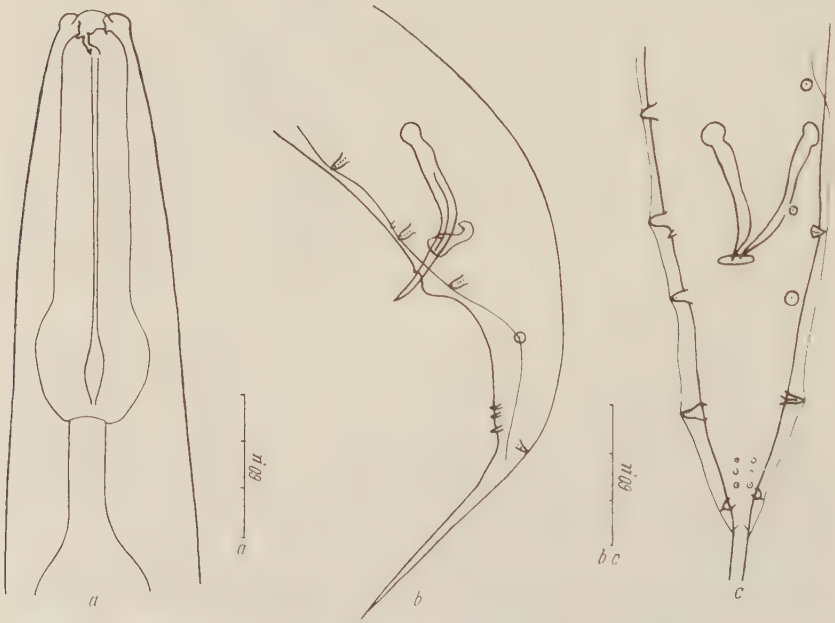

Abb. 8a—c. *Pristionchus lheritieri:* a Männliches Vorderende, lateral; b männliches Hinterende, lateral; c. männliches Hinterende, ventral

Maße in mm:

Weibchen (3 Tiere gemessen)		*Männchen (2 Tiere gemessen)*	
Gesamtlänge	1,049— 1,365	Gesamtlänge	1,065
Größte Breite	0,060— 0,082	Maximale Breite	0,085
Oesophagus	0,125— 0,178	Oesophagus	0,153
Schwanz (ab Anus)	0,122— 0,165	Schwanz (ab Anus)	0,079
a	16,6 —17,5	Spicula Länge	0,038
b	7,7 — 8,4	Gubernaculum Länge	0,012
c	8,3 — 8,6	a	12,5
Vulva-%	49,4 52,3	b	6,9
		c	13,5

Experimente über den Mundhöhlentyp dieser Art angestellt hat. Meine Beobachtungen über die Morphologie der Art decken sich weitgehend mit den Angaben dieser Autorin. Die beigefügten Abbildungen genügen wohl, um die von mir gefundenen Exemplare hinreichend zu kennzeichnen. Die charakteristische Form der Mundhöhle sowie Zahl und

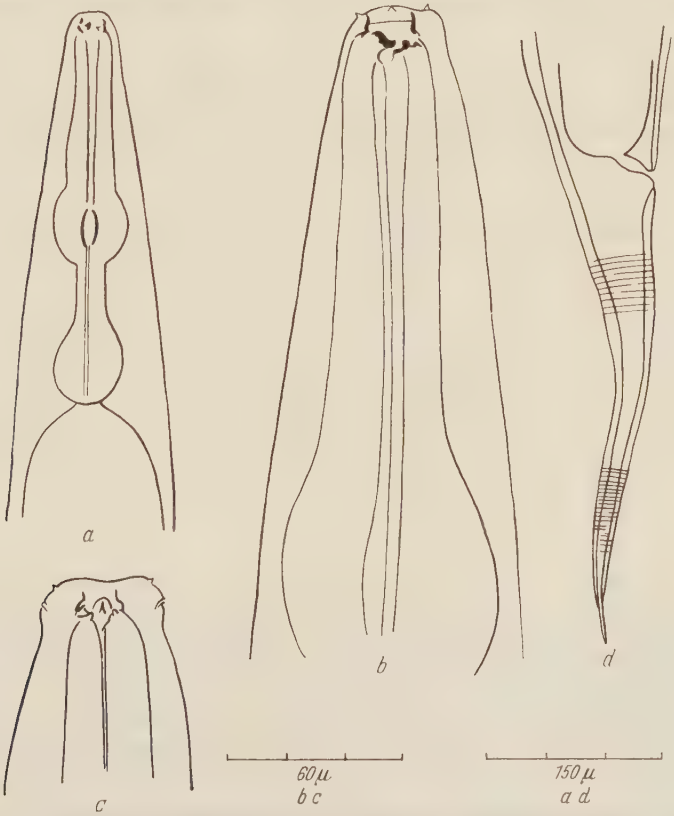

Abb. 9a—d. *Pristionchus lheritieri:* a und b weibliches Vorderende, lateral; c weibliche Mundhöhle, ventral; d weiblicher Schwanz, lateral

Anordnung der Papillen am männlichen Hinterende stimmen völlig mit den Beschreibungen dieser Art auch bei WEINGÄRTNER 1954 überein.

Ökologie und Biologie

Pristionchus lheritieri ist ein weit verbreiteter Saprobiont, der in den verschiedensten saproben Substraten gefunden wurde. WEINGÄRTNER fand ihn im Kompost. SACHS 1950 stellt die bis dahin bekannten Angaben aus der Literatur zusammen. Er selbst bezeichnet diese Art im Kuhmist als „Fremdling". Die Dauerlarven fand er, wenn auch relativ selten, unter den Flügeldecken bzw. in den Intersegmentalfalten von 3 *Aphodius*-Arten; *Pristionchus lheritieri* gehört also zu jenen saprobionten Nematoden, die von Insekten übertragen werden. KÖRNER fand diese Art relativ selten in stark zersetzten Buchenstämmen und bezeichnet sie für das Biochorion „vergehendes Holz" ebenfalls als „Fremdling". HEINDL-MENGERT 1954 schließlich konnte *Pristionchus lheritieri* im Schleimfluß vom Weißdorn finden. Auch diese Art ist somit ein ziemlich euryöker Nematode, der sich den verschiedensten Verhältnissen anpassen kann.

Bei meinen Untersuchungen trat *Pristionchus lheritieri* außerordentlich selten auf. Lediglich in einem Nest von *Lasius flavus*, zwei Nestern von *L. niger* und zwei von *L. alienus* trat diese Species auf. Man kann sie daher bestenfalls als myrmecophile Nematodenart bezeichnen.

IV. *Eudiplogaster histophorus* (WEINGÄRTNER 1955) MEYL 1960 (Abb. 10 und 11)

Maße in mm:

Weibchen (10 Tiere gemessen)		*Männchen (10 Tiere gemessen)*	
Gesamtlänge	0,620— 0,996	Gesamtlänge	0,628— 0,840
Größte Breite	0,036— 0,043	Maximale Breite	0,026— 0,041
Oesophagus	0,127— 0,157	Oesophagus	0,113— 0,142
Schwanz (ab Anus)	0,250— 0,251	Schwanz (ab Anus)	0,067— 0,152
a	16,4 —26,4	Spicula Länge	0,029— 0,034
b	4,8 — 6,3	Gubernaculum Länge	0,012— 0,015
c	3,8 — 3,9	a	20,5 —24,1
Vulva-%	45,48 —47,79	b	5,4 — 5,9
		c	5,2 9,3

WEINGÄRTNER 1955 hat diese Art erstmals beschrieben, macht detaillierte Angaben über ihre Kennzeichen und gibt zahlreiche Abbildungen. Die von mir gefundenen Exemplare stimmen bis in alle Einzelheiten mit den Angaben dieser Autorin überein. Zu ergänzen wäre lediglich, daß die Cuticula bei beiden Geschlechtern eine deutliche Längsstreifung aufweist, die sich bei stärkerer Vergrößerung als aus je zwei parallel verlaufenden Punktreihen je Streifen zusammengesetzt erweist. Das Bursavelum, bei Vertretern der Gattung *Eudiplogaster* im allgemeinen

fehlend, ist hier sehr deutlich entwickelt. Die beigefügten Abbildungen mögen die Zugehörigkeit der von mir gefundenen Exemplare zu dieser Art demonstrieren.

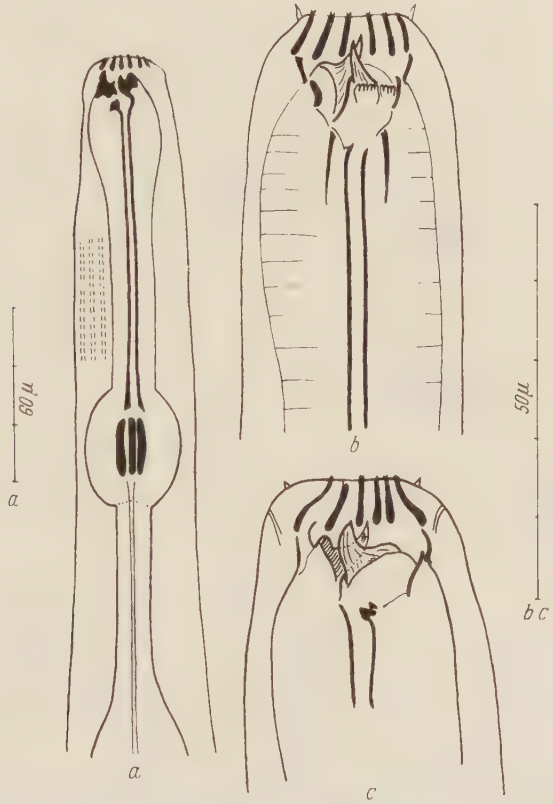

Abb. 10a—c. *Eudiplogaster histophorus:* a Männliches Vorderende, lateral; b weibliche Mundhöhle, ventral; c weibliche Mundhöhle, dorsal

Ökologie und Biologie

Diese Art ist von Heindl-Mengert 1951 (deren Material Weingärtner zur Verfügung stand) im Baumfluß von Ulme, Eiche und Ahorn gefunden worden. Weingärtner selbst lag Material aus Ahorn- und Ulmenfluß vor. Nach Körner 1953 ist *Eudiplogaster histophorus* in Baummulm außerordentlich häufig und wird von ihm als typischer Mulmbewohner bezeichnet. Die Art bevorzugt vor allem stärker zersetzten und feuchten Mulm.

Ich selbst fand *Eudiplogaster* histophorus nur in 3 Nestern und zwar einmal bei *Lasius niger* und zweimal bei *Lasius brunneus.* Ihres seltenen

Vorkommens bei Ameisen wegen kann sie bestenfalls als myrmecophile Art bezeichnet werden.

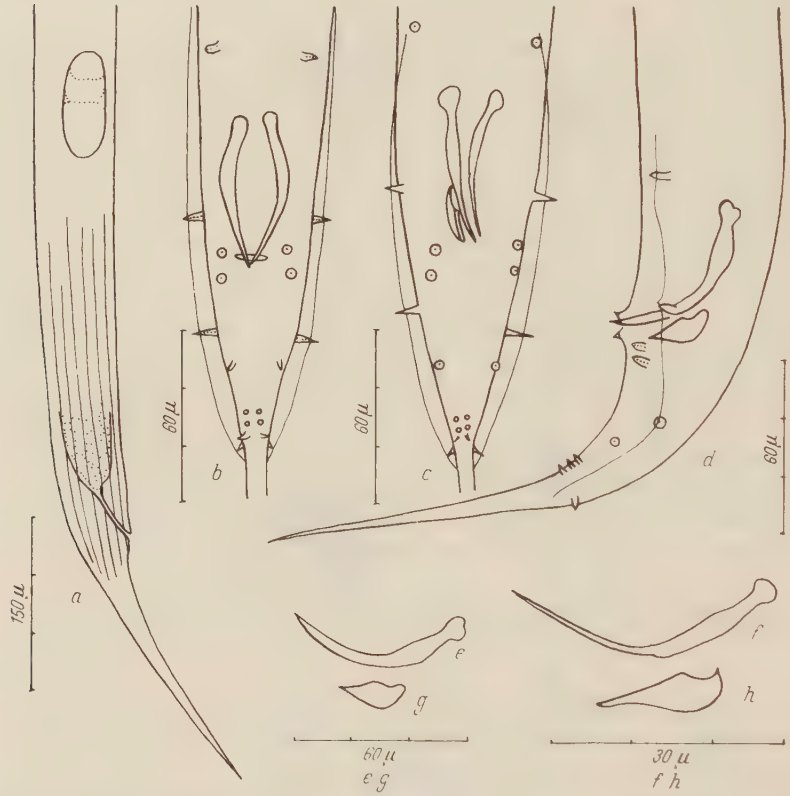

Abb. 11a—h. *Eudiplogaster histophorus:* a weibliches Hinterende, lateral; b und c männliches Hinterende, ventral; d männliches Hinterende, lateral; e und f Spiculum, lateral; g und h Gubernaculum, lateral

Zusammenfassung

1. Seit JANET 1893, 1894 und 1909 als einziger Autor Larven des Nematoden „*Rhabditis janeti* DE MAN" in den Pharynxdrüsen der Ameisen *Formica rufa*, *Formica fusca* und *Lasius flavus* fand, zieht sich die Angabe über diesen Befall ungeklärt durch die Literatur.

2. Zur Klärung des Nematodenbefalls der Ameisen wurden hauptsächlich in Franken über 14000 Ameisen aus 550 Nestern von 25 Arten untersucht.

3. Nahezu alle Camponotinen weisen häufig Nematodenlarven auf; meist sind über 40% (bis zu 77%) der Nester und über 20% der Indi-

viduen infiziert. Die Myrmicinen dagegen sind nur äußerst selten befallen.

4. Die Nematodenlarven halten sich ausschließlich in den Pharynxdrüsen der Ameisen-Imagines auf. Stets sind es Drittlarven. Sie gehören 4 Arten an: 1. *Caenorhabditis dolichura* (zu der sich „*Rhabditis janeti*" als synonym erwies), 2. *Diploscapter lycostoma*, 3. *Pristionchus lheritieri*, 4. *Eudiplogaster histophorus*.

5. Am häufigsten treten *Diploscapter lycostoma* (in 127 Nestern) und *Caenorhabditis dolichura* (in 58 Nestern) auf; dagegen wurde *Pristionchus lheritieri* (5) und *Eudiplogaster histophorus* (3) nur selten beobachtet. Mischinfektionen, bei denen zwei der Nematoden in Ameisen desselben Nestes, ja in demselben Ameisenindividuum auftraten, wurden häufiger festgestellt.

6. Die Nematoden benötigen zu ihrem Leben eine relativ hohe Feuchtigkeit. So sind bevorzugt Nester feuchterer Standorte von ihnen befallen. Dabei zeigt sich, daß *Caenorhabditis dolichura* besonders häufig in Waldboden auftritt, während *Diploscapter lycostoma* den Schwerpunkt seiner Verbreitung im Kulturboden hat, weil er offenbar gegen Trockenheit resistenter ist.

7. Der häufige Befall der Camponotinen durch die Nematodenlarven ist auf ihre Ernährung zurückzuführen, da diese Ameisen neben Raub auch von toten und vergehenden Substanzen leben, während die Myrmicinen als reine Räuber und Pflanzenfresser *(Tetramorium)* selten Gelegenheit haben, sich zu infizieren.

8. Die Nematodenlarven nehmen in den Pharynxdrüsen offensichtlich Nahrung auf. Stark befallene Drüsenschläuche erweitern sich; das ursprünglich hohe Drüsenepithel flacht sich völlig ab. In größeren Ameisenarten werden die Larven größer als in kleineren, doch ist eine Schädigung auch bei stärkster Infektion und bei Beobachtung über Monate hinaus nicht festzustellen. Niemals entwickeln sich die Larven aber weiter.

9. Die Nematoden lassen sich auf schwach saproben Kulturen (rohe Kartoffelstückchen) viele Generationen lang ohne Ameisen züchten. Leicht züchtbar sind die Hermaphroditen *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma*, schwer züchtbar die getrenntgeschlechtlichen beiden anderen Arten.

10. Mit *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* ließen sich durch Zugabe von Kulturen zur Nahrung in nematodensterilen Kunstnestern leicht Infektionsversuche an unbefallenen Ameisen durchführen. Es gelang nicht nur bei den Camponotinen, einen Massenbefall der Pharynxdrüsen zu erzielen, auch Myrmicinen *(Myrmica laevinodis, Tetramorium caespitum)* wurden ebenfalls leicht infiziert. In den Pharynxdrüsen einer *Formica rufa*-Arbeiterin traten dann bis zu 240, in denen einer *Tetramorium* bis zu 110 Nematodenlarven auf.

11. Die Nematodenlarven werden mit der Nahrung aufgenommen und wandern dann in die Pharynxdrüsen. Bei künstlicher Masseninfektion in den Darm gelangende Larven sterben dort ab. Die Nematodenlarven verlassen die Ameisen auch wieder über den Mund.

12. Infektionsversuche mit einer größeren Anzahl von anderen Nematodenarten mißlangen stets, obwohl hierzu Arten benutzt wurden, die sich in den Nephridien der Regenwürmer aufhalten oder die wie *Pelodera strongyloides* parasitische Tendenzen zeigen.

13. In den Kulturen treten bei den Hermaphroditen *Caenorhabditis dolichura* und *Diploscapter lycostoma* selten auch Residualmännchen auf; die erste Art zeigte in alten Kulturen auch Aparität.

14. Die vier in den Pharynxdrüsen der Ameisen lebenden Nematoden sind als häufigere oder seltenere Saprobionten bereits bekannt. Von allen wurde auch schon eine Verschleppung durch Insekten nachgewiesen. Sie haben sich auf das Eindringen und den Aufenthalt in den Pharynxdrüsen der Ameisen spezialisiert.

15. Auffällig ist, daß die vier Ameisennematoden nach den bisherigen Fundortsangaben häufig in Baummulm auftreten, in extrem saproben Substraten (Aas, Exkremente, Kompost) aber selten. Vielleicht hat die Bindung an die Ameisen in dem von beiden Partnern gern bewohnten Biotop Baummulm ihren Ausgang genommen.

Summary

1. Janet is the only researcher who has found larvae of the nematode „*Rhabditis janeti* DE MAN“ in the pharyngeal glands of the ants *Formica rufa*, *F. fusca* and *Lasius flavus*. Since 1893, 1894 and 1909 the fact of this infection of the ants has been mentioned in textbooks without explanation.

2. To explain the problem of ant infection more than 14000 ants from 550 nests of 25 species were examined, mainly in Frankonia.

3. Almost all genera of the Camponotinae often show larvae of nematodes; mostly more than 40% (up to 77%) of the nests and more than 20% of the individuals are infected. The Myrmicinae on the other hand are exeedingly seldom infected.

4. The nematode larvae are found exclusively in the pharyngeal glands of the adult ants and only in the form of larva III. They belong to 4 kinds: 1. *Caenorhabditis dolichura* (of which *Rhabditis janeti* is a synonym), 2. *Diploscapter lycostoma*, 3. *Pristionchus lheritieri*, 4. *Eudiplogaster histophorus*.

5. The nematodes most commonly found where *Diploscapter lycostoma* (in 127 nests) and *Caenorhabditis dolichura* (in 58 nests), while *Pristionchus lheritieri* (5) and *Eudiplogaster histophorus* (3) were rarely

found. Mixed infections (two kinds of nematodes found in ants of the same nest, and even in a single ant) were observed fairly often.

6. Nematode life requires a relatively high humidity. Therefore nests in more humid places are more susceptible to infection. It is also observed that *Caenorhabditis dolichura* thrives in forest soil, while *Diploscapter lycostoma* prefers cultivated soil, because *Diplosc. lycost.* is obviously more resistant to dryness.

7. The frequent infection of the Camponotinae by nematode larvae is traceable to their food because these ants, besides being predatory, feed on dead and decaying substances, while the strictly predatory and herbivorous Myrmicinae ants are seldom exposed to infection.

8. The nematode larvae obviously feed in the pharyngeal glands of the ants. Highly infected tubes of the glands expand; the originally thick epithelium becomes very thin. In larger kinds of ants the larvae grow bigger than in smaller ones. Observation over many months revealed no injury to the ants, even in the case of heavy infection by nematodes. However the nematode larvae do not show further development in the glands.

9. The larvae can be bred on light saprobe cultures (pieces of raw potatoes) for many generations without ants. The hermaphrodites *Caenorhabditis dolichura* and *Diploscapter lycostoma* are easy to breed; while the two other unisexual kinds are difficult to breed.

10. In nests free from nematodes it was found easy to infect uninfected ants artificially with *Caenorhabditis dolichura* and *Diploscapter lycostoma* by feeding them food mixed with cultures of nematodes. Not only the pharyngeal glands of Camponotinae could be infected with masses of nematodes, but the Myrmicinae *(Myrmica laevinodis* and *Tetramorium caespitum)* were also found to be easily infected. In the pharyngeal glands of one *Formica rufa*-worker ant up to 240 larvae of nematodes were found, up to 110 in those of one *Tetramorium*.

11. The nematode larvae are taken up with the food and so reach the pharyngeal gland. Those larvae which after an experimental mass infection get into the intestines die there. The larvae also leave the ants via the mouth.

12. Experiments on infection with a large number of other kinds of nematodes never succeeded, though the trials were made with those kinds which live in the nephridia of earthworms and with those which show parasitic tendencies as *Pelodera strongyloides*.

13. In cultures of nematodes there are seldom residual males of the nematodes *Caenorhabditis dolichura* and *Diploscapter lycostoma*; the first kind also showed the phenomenon of "Aparität" in old cultures.

14. The four kinds which live in the pharyngeal glands of ants are already known as more or less common saprobionts. Although these

4 kinds of nematodes were found to penetrate and remain in the pharyngeal glands, yet they can also be found in other insects.

15. It is noticeable that according to previous works these 4 kinds of nematodes are frequently found in decayed wood, but seldom in extremely saprobe substrata (carrion, excrements, compost). Perhaps their attachment to ants originated in the decayed wood biotop, which both of them favour.

Literatur

(Nicht im Original zugängliche Arbeiten sind mit * versehen)

Bausenwein, F.: Untersuchungen über sekretorische Drüsen des Kopf- und Brustabschnittes in der *Formica rufa*-Gruppe. Časopis Československe Společnosti Entomologické. Acta Soc. Entomol. Čech. **57**, 31—57 (1960).

Bischof, H.: Formicidae. In Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands, Teil 42, S. 90—102. Berlin: Bornträger 1923.

Bovien, P.: Some types of association between nematodes and insects. Vid. Meddel. Dansk. Naturhist. For. **101**, 1—114 (1937).

Bütschli, O.: Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Verh. Leop. Carol. Akd. Naturf. **36**, Nr 5, 1—124 (1873).

Chitwood, B. G.: The association of *Rh. strongyloides* with dermatitis in dogs. N. Amer. Vet. **13**, 35—40 (1932).

— On some nematodes of the superfam. Rhabditoidea and their status as parasites of reptiles and amphibians. J. Wash. Acad. Sci. **23**, 508—520 (1933).

—, and Chitwood: An introduction to nematology. Baltimore 1950.

Dotterweich, H.: Die Züchtung von *Rhabditis teres*. Zool. Anz. **122**, 266—268 (1938).

Eidmann, H.: Ameisen und Blattläuse. Biol. Zbl. **47**, 537—556 (1927).

Escherich, K.: Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise, 2. Aufl. Braunschweig: Vieweg u. Sohn 1917.

— Die Forstinsekten Mitteleuropas, Bd. 2, S. 1—663. Berlin: Parey 1923.

— Die Forstinsekten Mitteleuropas, Bd. 5, Hymenoptera (Hautflügler), Bd. 5, S. 416—473. 1942.

Filipjev, J. N., and J. H.. Schuurmans-Stekhoven: A manual of the agricultural helminthology, pp. 759—760. Leiden: Brill 1941.

Gösswald, K.: Weitere Beiträge zur Verbreitung der Mermithiden bei Ameisen. Zool. Anz. **90**, 13—27 (1930).

— Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes. Z. wiss. Zool. **142**, 1—156 (1932).

— Die künstliche Verbreitung der roten Waldameise *Formica rufa* L. unter besonderer Berücksichtigung ihrer Bionomie und Ökologie. Forstwiss. Zbl. **55**, 33—340 (1933).

— Unsere Ameisen, Teil I u. II. Stuttgart: Franckhsche Verlagsanstalt 1954.

Goetsch, W.: Die Staaten der Ameisen. Verständliche Wissenschaft, Bd. 33. Berlin: Springer 1937.

Goodey, T.: Soil and freshwater nematodes, pp. 1—390. London: Methuen & Co. Ltd. 1949.

Hertwig, P.: Beobachtungen über die Fortpflanzungsweise und systematische Einteilung der Regenwurmnematoden. Z. wiss. Zool. **119**, 539—557 (1922).

Hirschmann, H.: Über das Vorkommen zweier Mundhöhlentypen bei *Diplogaster lheritieri* Maupas und *Diplogaster maupasi* und die Entstehung dieser hermaphroditischen Art aus *Diplogaster lheritieri*. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **80**, 132—170 (1951).

Hirschmann, H.: Die Nematoden der Wassergrenze mittelfränkischer Gewässer. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **80**, 314—407 (1951).
Janet, C.: Sur les nématodes des glandes pharyngiennes des fourmis. (*Pelodera* sp.) C.R. Acad. Sci. (Paris) **117**, 700 (1893).
— Études sur les fourmis. *Pelodera* des glandes pharyngiennes de *Formica rufa* L. Mém. Soc. zool. France **7**, 45—62 (1894).
— Sur le système glandulaire des fourmis, C.R. Acad. Sci. (Paris) **118**, 989 (1894).
— Système glandulaire tégumentaire de la *Myrmica rubra*. Observation sur les fourmis. Paris 1898.
— Anatomie de la tête du *Lasius niger* reine. Limoges 1905.
— Sur un Nématode qui se developpe dans la tête de la *Formica fusca*. Extr. des Mémoires de la Soc. Akad. de l'Oise, Beauvais 1909.
Körner, H.: Die Nematodenfauna des vergehenden Holzes und ihre Beziehungen zu den Insekten. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **82**, 245—353 (1954).
Kutter, H.: Züchtung von Ameisen. In E. Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 1, 2. Hälfte, H. 5, S. 485—512. 1957.
Lange, R.: Die deutschen Arten der *Formica rufa*-Gruppe. Zool. Anz. **161**, 238—243 (1958).
— Über die Variabilität der Beborstung der Waldameisen. Zugleich ein Beitrag zur Systematik der *Formica rufa*-Gruppe. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **86**, 217—226 (1958).
Loof, P. A. A.: Über das Vorkommen von Endotokia matricida bei Tylenchida. Nematologica **4**, 238—240 (1959).
Man, J. G. de: Note supplémentaire sur la *Rhabditis janeti* Lac. Duth. Mém. Soc. zool. France **7**, 363—371 (1894).
Maupas, E. F.: Modes et formes de reproduction des nematodes. Arch. Zool. exp. gén. **8**, 463—624 (1900).
Mengert-Heindl, H.: Die Nematodenfauna im Schleimfluß lebender Laubbäume. S.-B. phys.-med. Soz. Erlangen **77**, 158—176 (1954).
Meyl, A.: Freilebende Nematoden. Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. I, Liefg. 5a. Leipzig: Quelle & Meyer 1960.
Niklas, O. F.: Auftreten und Periodik verschiedener Krankheiten und Parasiten bei Larven des Maikäfers (*Melelontha* spec.). Entomophaga **3**, 80—81 (1958).
Osche, G.: Die Bedeutung der Osmoregulation und des Winkverhaltens für freilebende Nematoden. Z. Morph. Ökol. Tiere **41**, 54—77 (1952a).
— Systematik und Phylogenie der Gattung *Rhabditis*. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **81**, 189—280 (1952b).
— Über Verhalten und Morphologie der Dauerlarven freilebender Nematoden. Zool. Anz. **152**, 65—73 (1954).
— Die Präadaptation freilebender Nematoden an den Parasitismus. Zool. Anz., Suppl. **19**, 391—396 (1956).
— Beiträge zur Morphologie, Ökologie und Phylogenie der Ascaridoidea. Parallelen in der Evolution von Parasit und Wirt. Z. Parasitenk. **18**, 479—572 (1958).
Otto, D.: Über die Homologieverhältnisse der Pharynx- und Maxillardrüsen bei Formicidae und Apidae (Hymenopt.). Zool. Anz. **161**, 216—226 (1958).
— Statistische Untersuchungen zur Systematik der Roten Waldameise (engere *Formica rufa* L.-Gruppe). Naturwissenschaften **46**, 458—459 (1959).
Overgaard Nielsen, C.: Studies on the soil mikrofauna. II. The soil inhabitating Nematodes, pp. 1—131. Aarhus/Dänemark: Naturhist. Museum 1949.
Paetzold, D.: Bemerkungen zur „Endotokia matricida" von Lordello 1951. Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. **7** (1), 81—84 (1958).
*Paramonov, A. A.: Versuch einer ökologischen Klassifizierung der Phytonematoden (Russ.) Trudy Gelminth. Lab. Nauk S.S.S.R. **6**, 338—369 (1952).

Rühm, W.: Die Nematoden als Kommensalen, Halbparasiten und Parasiten der Insekten. Deutscher Entomologentag in Hamburg 1953, S. 168—186. Jena: G. Fischer 1954.
— Die Nematoden der Ipiden. Parasitol. Schriftenreihe H. 6, 437 (1956).
Sachs, H. G.: Die Nematodenfauna der Rinderexkremente. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **79**, 209—272 (1950).
Stammer, H. J.: Die Nematoden als Kommensalen und Parasiten der Insekten. Verh. dtsch. zool. Ges. **36**, 195—206 (1934).
— Die Wechselbeziehungen zwischen Arthropoden und anderen Tiergruppen. Verh. dtsch. zool. Ges. Kiel 1948, 391—398 (1948).
— Ökologische Wechselbeziehungen zwischen Insekten und anderen Tiergruppen. Bericht über die 7. Wanderverslg. Dtsch. Entomologen, 8. bis 10. Sept. 1954 in Berlin, 12—61 (1955).
— Die Parasiten deutscher Kleinsäuger. Verh. dtsch. zool. Ges. Erlangen **49**, 362—390 (1956).
Stitz, H.: Hymenoptera I. Die Ameisen oder Formiciden. In Dahl, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Bd. 37, 428 pp. 1939.
Völk, J.: Die Nematoden der Regenwürmer und der aasbesuchenden Käfer. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **79**, 1—79 (1950).
Weingärtner, I.: Die Nematoden des Kompostes. S.-B. phys.-med. Soz. Erlangen **76**, 86—107 (1952/53).
— Versuch einer Neuordnung der Gattung *Diplogaster*. Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **83**, 248—317 (1955).
Wheeler, W. M.: Ants, their structure, development and behaviour. New York: Columbia University Press 1910.

Dr. Ahmed Wahab, Zoologisches Institut der Universität, 852 Erlangen
Universitätsstr. 19

Lebenslauf

Am 26. November 1932 wurde ich, Ahmed Essam Abdel Wahab, als erstes von vier Kindern des Ehepaares Abdel Wahab und Soad Hassan in Kairo geboren. Bis 1948 besuchte ich die Primär- und Sekundärschule (Gymnasium) in Kairo. Dann begann ich mein Studium an der Landwirtschaftlichen Fakultät der Universität Kairo, das ich im Jahre 1952 mit dem Bachelor of Science abschloß.

Ab 1958 bereitete ich mich an der Landwirtschaftlichen Fakultät auf das Examen des Master of Science vor. Seit April 1960 bin ich in Deutschland und arbeite seitdem am Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg an einem von Prof. H.-J. Stammer gestellten Dissertationsthema, „Ameisen und Nematoden", und belegte Vorlesungen und Übungen in Zoologie, Botanik und Chemie. In der Zeit vom 1. April 1960 bis zum 1. April 1962 war ich mit der Ausführung der vorliegenden Arbeit beschäftigt. Meine Lehrer in Erlangen waren die Herren Professoren Dr. K. Gauckler, Dr. E. Haustein, Dr. G. Hesse, Dr. A. Meuwsen, Dr. W. Neuhaus, Dr. J. Schwemmle, Dr. H.-J. Stammer.